فسيولوجية النبات

تأليف

ر. د. دفلن

ترجمة

د. عبد الحميد بن حميدة

د. محمد الجيلاني

د. حازم الالوسي

مع تحيات د. سلام حسين الهلالي

salamalhelali@yahoo.com

https://www.facebook.com/salam.alhelali

07807137614

مكتبة نرجس PDF
www.narjes-library.blogspot.com

مقدمـــة الترجمـــة

نظراً للنقص التى تعانيه مكتبات الجامعات فى العالم العربى فى الكتاب العلمى وحاجة الطلبة العرب لقراءة العلوم الحديثة باللغة العربية ونظراً لتعريب العلوم فى جامعات الجماهيرية المختلفة. وقع اختيارنا لترجمة كتاب دفلن فى فسيولوجيا النبات. لقد شهد علم فسيولوجية النبات فى الربع القرن الأخير زيادة فى المعلومات لا يضاهيه فيها علم آخر. إهتمام العلماء ورصد الأموال للبحث فى فروع علم فسيولوجيا النبات المختلفة إن دل على شيء إنما يدل على أهميته الاقتصادية وخدمته للعلوم التطبيقية الزراعية.

هذا الكتاب واسع الانتشار فى العالم كذلك يتداوله طلابنا بكثرة. يحتوى هذا الكتاب جميع أبواب فسيولوجيا النبات. لذلك فهو يستعمل لطلبة كليات العلوم والتربية والزراعة والطب ويمكن أن يستفيد به طلبة مقرر النبات العام فى الكليات والمعاهد المختلفة.

لم نخرج على تسلسل الموضوعات الذى اتبعه المؤلف فى ترجمة هذا الكتاب. كذلك توخينا الدقة فى الترجمة لكى نحافظ على المعلومات التى إمتازت بها النسخة الانجليزية. وقد اخترنا ترجمات دقيقة وشائعة الاستعمال للمصطلحات إلى جانب ذلك أبقينا على الرموز والمصطلحات بأوضاعها اللاتينية حتى تعم فائدة هذا الكتاب كل العرب. كذلك أبقينا على المراجع فى آخر كل فصل حتى يتمكن من يريد زيادة الاطلاع الرجوع اليها.

وقد قام بترجمة الفصل الأول والفصول من 17 إلى 22 الدكتور عبد الحميد بن حميدة، والفصول من 2 إلى 9 الدكتور محمد الجيلانى، والفصول من 10 إلى 16 الدكتور حازم الالوسى. نأمل أن نكون قد وفقنا فى هذا العمل .... والله ولى التوفيق.

المترجمون

ديباجة

الطبعة الثالثة لـ «فسيولوجيا النبات» هى مقدمة لتركيب النبات ولوظائفه العضوية. بعض أجزاء هذا الكتاب عدّلت كثيراً وأدخل الكثير من المواضيع الجديدة آخذ فى الاعتبار العديد من التطورات الحديثة فى مجال فسيولوجيا النبات. إلّا أن غرض المؤلف الأساسى من تأليف هذا الكتاب يبقى هو نفسه وترتيب المواضيع التى تبت صلاحيتها فى الطبعات الأولى ثم حفضه.

الكتاب شمل تسعة أجزاء كل منها يعالج مجالاً خاصاً لفسيولوجيا النبات وكل منها كتب بحيث تُقرأ بمراجعة محدودة للأجزاء الأخرى بإمكان المحاضر أن يبدأ بأى واحد من هذه الأجزاء يتمشى مع خلفية الطلبة والغرض من المنهج. واجبات القراءة لكل محاضرة يمكن اختيارها بحيث تكون المحاضرات والواجبات مكملة لبعضها بدرجة عالية غير عادية.

تنظيم الكتاب يجعله ملائماً لتدريسه فى منهجين فى فصلين دراسيين أو فى منهج واحد فى فصل دراسى واحد. السنة الدراسية الكاملة تكفى لدراسة جيدة لكل الفصول بينما يمكن لمحاضر يدرّس منهجاً لفصل دراسى واحد أن يقرر الأجزاء الأساسية من كل فصل فقط أو أن يعين كبديل الفصول الأكثر ملاءمة للمنهج فقط.

هذه الطبعة الجديدة تقدم الكثير من الاصطلاحات والمفاهيم الحديثة في الجزء المتعلق بالعلاقات المائية. اصطلاحات مثل عجز ضغط الانتشار diffusion pressure efecit، الضغط الأسموزى osmotec pressure، وضغط التشرب imbibition pressure استبدلت على التوالى بإصطلاحات الجهد المائي، الجهد الأسموزى، والجهد الماتريكى. التحول إلى هذه الاصطلاحات مرغوب

فيه حيث أن الباحثين فى العلوم الفسيولوجية وفى علوم التربة أكثر تعوداً على اصطلاح «الجهد» الذى يمكن فهمه بوضوح أكثر. الفصلين السابع والثامن يتعلقان بالكربوهيدراتات وأيضهم فى النباتات. الآن يشملان مناقشة للسكريات الأحادية متفرعة السلسلة ولدورة الجكيلوكسيليت. نموذج وير وبنسون Weier-Benson للبلاستيدة الخضراء والذى يضهر وضع واتجاه المكونات الرئيسية التى تشكل أغشية التيلاكويد ثم وضعه ضمن الفصل العاشر. البناء الضوئى «من الفصل العاشر إلى الفصل الثانى عشر» وسع ليشمل مناقشة تأثير جيبس Gibbs effect ومسلك هاتش وسلاك Hatch-Slack. الكثير من التعديلات أدخلت على الفصل السادس عشر «أيض النيتروجين»، أضيفت تفاصيل إلى فعاليات ريدكتيزات النتريت والنايترايت مع نقاش حديث منقح لتكوين البروتين فى النبات. الاكتشافات الحديثة التى تخص الجبريلينات، السيتوكَيْنينات وحامض الأبْسَايسك ضمت إلى الفصل السابع عشر والتاسع اللذان يتعلقان بهرمونات النمو فى النبات. أيضاً ما أستجد فى هذه الطبعة هو معالجة مفصلة لوجود ولأهمية الايثيلين كهرمونات نمو للنبات. فى الختام أضيفت توضيحات متعددة جديدة وسحبت التوضيحات القديمة بما يجعل الكتاب وسيلة أكثر فعالية فى التدريس.

المؤلف

روبرت م. دفلن

المحتويات

صفحة

مقدمة الترجمة 3

ديباجة 5

الفصل الأول

الخلية النباتية - تركيبها ووظائف أجزائها 31

- مقدمة 31
- جدار الخلية 31
  - تكوين جذر الخلايا 32
  - غشاء الخلية 38
- محتويات السيتوبلازم 40
  - الشبكة الأندوبلازمية 40
  - الميتوكندرية 41
  - البلاستيدة الخضراء 44
  - جهاز جولجى 44
  - النواة 47
  - جلايكسيسومز والبيركسيسومز والسفيروسومز 51
  - مادّة السيتوبلازم 52
- المراجع 54

خواص منظومات المحاليل، المعلقات، وأشباه الغرويات 57

- مقدمة 57
- طبيعة المحاليل 57
- أنواع المحاليل 58
  - ـ محاليل الغازات المذابة فى السوائل 59
  - ـ محاليل السوائل المذابة فى السوائل 60
  - ـ المحاليل متناهية التشبع 61
- تركيز المحاليل 61
  - ـ محاليل مذيباتها متغيرة الأحجام (محاليل مولارية) 62
  - ـ محاليل مذيباتها ثابتة الأحجام (محاليل مولالية) 62
  - ـ المحاليل المئوية 63
- الأحماض، القواعد، الأملاح 63
  - ـ طبيعة الأحماض، القواعد، والأملاح 64
- المنظومات شبه الغروية 70
  - ـ أحجام أشباه الغرويات 71
  - ـ المنظومات شبه الغروية المختلفة 72
  - ـ المستحلبات 73
  - ـ خواص المعلقات شبه الغروية 74
  - ـ الخلية الحية والحالة شبه الغروية 79

الفصل الثالث

الانتشار، انتشار الماء خلال الأغشية شبه المنفذة، التشرب 81

- **مقدمة** 81
- **الانتشار** 83
  - طبيعة وظيفة الحركة للمادّة 84
  - انتشار الغازات 84
  - العوامل المؤثّرة فى معدّل إنتشار الغازات 87
- **الأسموزيس (انتشار الماء خلال الأغشية شبه المنفذة)** 89
  - الضغط الأسموزي 90
  - ضغط الانتفاخ المائى 91
  - الجهد المائى 92
  - الإنكماش 96
  - قياس الجهد الأسموزى 98
- **التشرب** 99
  - الشروط الضرورية للتشرب 100
  - جهد الحشوة 101
  - العوامل المؤثّرة على معدّل ومدى التشرب 102
- **تغير الحجم والطاقة** 103
- **المراجع** 104

الفصــل الــرابـع

الـنـتــــح 105

- **مـقـدمـة** 105
- **الـنـتــح** 105
  - مقدار النتح 106
  - قياس النتح 107
- **ميكانيكية الثغور** 111
  - حركة الثغور 112
  - العوامل المؤثّرة فى حركة الثغور 117
  - العجز المائى وحركة الثغور 119
- **العوامل المؤثّرة على معدّل النتح** 122
  - العوامل النباتية 122
  - العوامل البيئية 125
- **قيمة النتح** 131
  - التأثير المبرد 131
  - تأثير النتح على النمو وتكوين الأعضاء 131
  - التأثير على امتصاص الأملاح المعدنية 132
- **الإدمـــاع** 133
- **الـمـراجــع** 136

الفصل الخامس

إمتصاص وانتقال الماء 141

- مقدمة 141
- تشريح نسيج الخشب 141
  - أنواع الخلايا والوظائف 142
- امتصاص الماء 144
  - الامتصاص اللامحكوم 145
  - الامتصاص الفعال 147
  - العوامل المؤثّرة في امتصاص الماء 149
  - امتصاص أجزاء النبات الهوائية للماء 156
- الميكانيكيات ذات الصلة بانتقال الماء 156
  - الضغط الجذري 157
  - النظريات الحيوية 158
  - نظرية التماسك ـ التجاذب 159
- المسلك المائي 163
- المراجع 164

الفصل السادس

الأنزيمات 169

• مقدمة 169

• طبيعة الأنزيمات 170

• التسمية والتخصص 172

• التصنيف 173

– الأنزيمات المائية 174

– أنزيمات الأكسدة – الإختزال 174

– الفوسفوريليزات 175

– الترانسفيريزات «الأنزيمات الناقلة» 175

– الكربوإكسيليزات 176

– الأيسوميريزات 176

– الايبيميريزات 176

• مركب الأنزيم – مادّة الأساس 177

• المجموعات الإضافية (غير البروتستية):
المنشطات، العوامل الموافقة والأنزيمات المرافقة 179

• توزيع الأنزيمات فى النبات 181

– العوامل المؤثّرة فى فعالية الأنزيم 182

– تركيز مادّة الأساس 183

– تركيز الأنزيم 183

– درجة الحرارة 184

- تركيز أيون الهيدروجين 185
- المعوقات 187
- التعويق اللاتنافسى 187

• الملخص 187

• المراجع 188

الفصل السابع

الكربوهيدراتات 189

• مقدمة 189

• التصنيف 189
- السكريات الأحادية 190
- السكريات المحدودة العدد 195
- السكريات المتعددة 198

• تحول الكربوهيدراتات 204

• التفسفر 205
- تكوين وتفتيت السكروز 207
- تكوين وتفتيت النشأ 208
- تكوين وتفتيت السليلوز 215
- تكوين وتفتيت المواد البكتينية 219
- الإنولين 220

• الملخص 221

• المراجع 222

الفصل الثامن

التنفس والتخمر 225

• مقدمة 225

• أدينوسين ثلاثى الفوسفيت : مركب مرحلى ذو طاقة 225

• انطلاق الطاقة 227
- التحليل الجليكوزي 228

• التخمر 232
- تكوين أستيل كوإنزايم أى 234
- حلقة كريبس 237
- منظومة نقل الالكترون 241
- تحول السكريات السداسية أحادية الفوسفيت 243
- حلقة الجليوكسيليت 245

• قياس التنفس 246
- معامل التنفس 248

• العوامل المؤثّرة فى معدّل التنفس 250
- درجة الحرارة 250
- الأكسجين 252

– ثانى أكسيد الكربون 253
– الأملاح الغير عضوية 254
– المنبهات الميكانيكية 254
– الجروح كمنبه للتنفس 254

• الملخص 255

• المراجع 255

الفصل التاسع

انتقال السكريات 257

• مقدمة 257

• تشريح أنسجة اللحاء 258

– أنواع الخلية ووظيفتها 258
– عناصر الأنابيب الغربالية 260

• المواد المنقولة فى اللحاء 262
– الكربوهيدراتات «متميئات الكربون» 262
– المركبات النيتروجينية 265

• الخواص العامة للنقل اللحائى 265
– اتجاه الحركة 266
– معدّلات الانتقال والسرعات 271
– العوامل المؤثّرة على النقل 273

• ميكانيكية النقل اللحائى 286
– افتراضية الانسياب الكتلى أو الضغطى 287
– افتراضية التجدول البروتوبلازمى 290

• ملخص 293

• المراجع 294

الفصل العاشر

صبغات وتركيب جهاز البناء الضوئى 299

• مقدمة 299

• نبذة تاريخية 299

• الصبغات المؤثّرة فى عملية البناء الضوئى 307

– صبغات الكلوروفيل 307
– صبغيات الكاروتينيات 315
– صبغات الفيكوبلينات 322

• البلاستيدات الخضراء 325

– تركيب (بنية) البلاستيدة الخضراء 326
– تكوين البلاستيدة الخضراء 330
– المنظومة الصفيحية ونشوء الكلوروفيل 333
– الاستقلال الذاتى الوراثى للبلاستيدات الخضراء 334

• الكروماتوفور البكتيرى 337

• المراجع 338

الفصل الحادى عشر

تفاعلات النور والظلام فى عمليات البناء الضوئى 345

• مقدمة 345

• الطاقة الاشعاعية 345

• الجذور الطليقة 347

• انتقال الطاقة 350

• مصدر الأوكسجين فى عمليات البناء الضوئى 354

• تأثير ايمرسن 356

• منظومات الصبغة الثنائية 358

• وحدة البناء الضوئى 359

• انتاجية قدرة التمثيل 361

– تمثيل ثانى أوكسيد الكربون 363

– فسفرة البناء الضوئى 364

• مركبات الكربون فى البناء الضوئى 375

– الكشف بالنظائر المشعة 376

– التصوير بالاشعاع الذاتى 377

– أنواع النباتات المستخدمة 378

– مشكلة التعريض المحدود لثانى أوكسيد الكربون المعلم 379
– المستلم الأول لثانى أوكسيد الكربون 381
– دورة كالفن 383
– مسار هتش–وسلاك 384

• **مقارنة بين البناء الضوئى والتنفس** 388

• **قياس البناء الضوئى** 390
– عدد الفقاعات 390
– الطريقة المانومترية 391

• **قياس امتصاص ثانى أوكسيد الكربون** 392

• **قياس امتصاص ثانى أوكسيد الكربون المشع** 393

• **المراجع** 393

الفصل الثانى عشر

العوامل المؤثّرة فى معدّل البناء الضوئى 397

• **مقدمة** 397

• **العوامل المحددة** 397
– الضوء 401
– ثانى أكسيد الكربون 406
– درجة الحرارة 415
– الأوكسجين 419
– الماء 420

• **المراجع** 422

الكشف عن العناصر الضرورية وتوفرها ومدى اتاحتها للنبات 425

- مقدمة 425
- العناصر العديدة الموجودة فى النبات 426
  - العناصر الأساسية 426
  - العناصر النزرة 426
- طرق الكشف 427
  - تحليل الرماد 428
  - الزراعة في المحاليل 429
  - الزراعة في الرمل 431
- وجود العناصر المختلفة 434
  - الفوسفور 434
  - الكالسيوم 439
  - المغنيسيوم 442
  - البوتاسيوم 444
  - الحديد 447
  - المنغنيز 448
  - النحاس 449
  - الزنك 450
  - البورون 451
  - الموليبدينيوم 452
  - العناصر الأخرى 453
- المراجع 455

امتصاص الأملاح المعدنية وانتقالها

امتصاص الأملاح المعدنية وانتقالها 459

- مقدمة 459
- الامتصاص غير الفعال 460
  - الحيز الحر الخارجي والظاهرى 460
  - التبادل الأيونى 462
  - اتزان دونان 463
  - الدفق الكتلى 464
- النقل الفعال 466
  - مفهوم الحامل 467
  - مضخة السيتوكروم 472
  - آلية الحمل بمشاركة الـ(ATP) 474
- العوامل المؤثّرة فى امتصاص الأملاح 476
  - درجة الحرارة 476
  - درجة تركيز ايونات الهيدروجين 477
  - الضوء 478
  - الشدّ الأوكسجينى 478
  - الفعل التبادلى 478
  - النمو 480

• الانتقال 481

– تداول الأملاح المعدنية 486

– التداول وإعادة الانتفاع 493

• المراجع 495

الفصل الخامس عشر

وظائف العناصر المعدنية الأساسية وأعراض شحها (نقصها) 499

• مقدمة 499

• النتروجين 499

– وظيفة النتروجين 499

– أعراض شح (نقص) النتروجين 500

• الفوسفور 501

– وظائف الفوسفور 501

– أعراض شح الفوسفور 501

• الكالسيوم 502

– وظائف الكالسيوم 502

– شح الكالسيوم 504

• المغنيسيوم 505

– وظائف المغنيسيوم 505

- أعراض شح المغنيسيوم 507

• البوتاسيوم 508
- وظائف البوتاسيوم 508
- أعراض شح البوتاسيوم 508

• الكبريت 509
- وظائف الكبريت 509
- أعراض شح الكبريت 510

• الحديد 512
- وظائف الحديد 512
- أعراض شح الحديد 514

• المنغنيز 515
- وظائف المنغنيز 515
- أعراض شح المنغنيز 516

• النحاس 517
- وظائف النحاس 517
- أعراض شح النحاس 518

• الزنك 518
- وظائف الزنك 518
- أعراض شح الزنك 519

• البورون 520
– وظائف البورون 520
– أعراض شح البورون 521

• الموليبدينوم 522
– وظائف الموليبدينوم 522
– أعراض شح الموليبدينوم 522

• المراجع 523

الفصل السادس عشر

التحول الغذائى للنتروجين 527

• مقدمة 527

• التغذية بالنتروجين 528
– نيتروجين النترات والأمونيا 528
– النتروجين العضوى 536
– النتروجين الجزيئى 538
– النتروجين القابل للتحول فى التربة 549

• الأحماض الأمينية والأميدات 551
– تخليق الأحماض الأمينية 554

• البروتينات 559
– بنية البروتين 560
– تصنيف البروتين 562

• الأحماض النووية 566
– تخليق البروتين 571
– تفكك البروتين 575

• المراجع 577

الفصل السابع عشر

هرمونات النمو الطبيعية 583
• مقدمة 583
• تعريفات 586
• توزيع الأكسين فى النبات 588
• إنتقال الأكسين 589
• تأثيراته الفسيولوجية 592
– إطالة الخلية 592
– التنحية الضوئية 599
– التنحية الأرضية 604
– السيادة الطرفية 605
– تكوين الجذور 609
– الإثمار اللاإلقاحى 609
– سقوط الأوراق والفاكهة 612
– التنفس 616
– تكوين الأنسجة الزائدة 618

• الاختبار الاحيائى 619
– كشف إنحناء بادرات الشوفان 619
– كشف قطع بادرات الشوفان 621
– كشف إنحناء سوق البازلاء المقسومة 623
– كشف تثبيط نمو جذور حب الرشاد 624

• تخليق الأكسين 626

• الهرمونات النباتية الأخرى 628
– أبسجن 628
– حامض التروماتيك 631
– الكالينس 631
– الفيتامينات 633

• المراجع 641

الفصل الثامن عشر

هرمونات النمو الصناعية 651

• مقدمة 651

• التركيب الجزيئى والنشاط الأكسينى 651
– طبيعة التركيب الدائرى 652
– طبيعة السلسلة الجانبية الحامضية 654
– ترتيب وضعى خاص 656

• مضادات الأكسين 657

• نشاط الأكسين الحركية 660

• تخميل الأكسين 663

• مكانيكية تخميل الأكسين 663
- أكسدة بالأنزيمات 663
- أكسدة بالضوء 665

• المراجع 666

الفصل التاسع عشر

الجبرلينيات والسيتوكينيات والايثيلين 669

• الجبرلينيات 669
- التركيب الكيميائى للجبرلينيات 669
- مضادات الجبرلين أو مثبطات النمو 674
- التأثيرات الفسيولوجية 676
- تداخل الجبرلين والأكسين 687

• الكاينتين والسيتوكينيز 690
- التأثيرات الفسيولوجية 692
- التأثيرات الفسيولوجية الأخرى 700
- طرق تأثير السيتوكينيز 702

• الايثيلين 704
- الايثيلين ونضوج النبات 704
- الايثيلين والتنحية الأرضية 706
- الايثيلين والسيادة الطرفية 708

– التكوين الحيوى للايثيلين 708

• المراجع 709

الفصل العشرون

التزامن الضوئى 717

• مقدمة 717

• حافز التزهير 718
– اصطلاحات 719
– أهمية فترة الظلام 721
– أهمية فترة الضوء 723

• الدورات الضوئية المؤثّرة 725
– استقبال منبه التزامن الضوئى ووجود الهرمون الزهرى 726
– وجود الهرمون الزهرى 728
– نوعية الضوء والتزامن الضوئى 729
– الجبرلينيات والاستجابة بالتزهير 733

• ملخص 735

• المراجع 736

الفصل الواحد والعشرون

المعاملة بالتبريد 739

• مقدمة 739

- المعاملة بالتبريد والتزهير 740
  - نبات السكران 740
  - النجيل السيكالى 741
  - موضع المعاملة بالتبريد 744
  - اعتمادها على درجة الحرارة ومدّة التعريض 745
  - تجارب التطعيم 746
  - عامل العمر 747
  - اعكاس المعاملة بالتبريد 750
  - إحلال الجبرلين محل المعاملة بالتبريد 752
  - عوامل أخرى مغيرة للمعاملة بالبرودة 752
- ملخص 753
- المراجع 754

الفصل الثانى والعشرون

السكون 757

- مقدمة 757
- ميزات السكون 758
- السكون فى البذور 759
  - القصرة القوية 760
  - عدم نضوج الجنين 764
  - مابعد النضوج 764
  - احتياجات معينة من الضوء 776
  - الاحتياج إلى درجة حرارة معينة 769

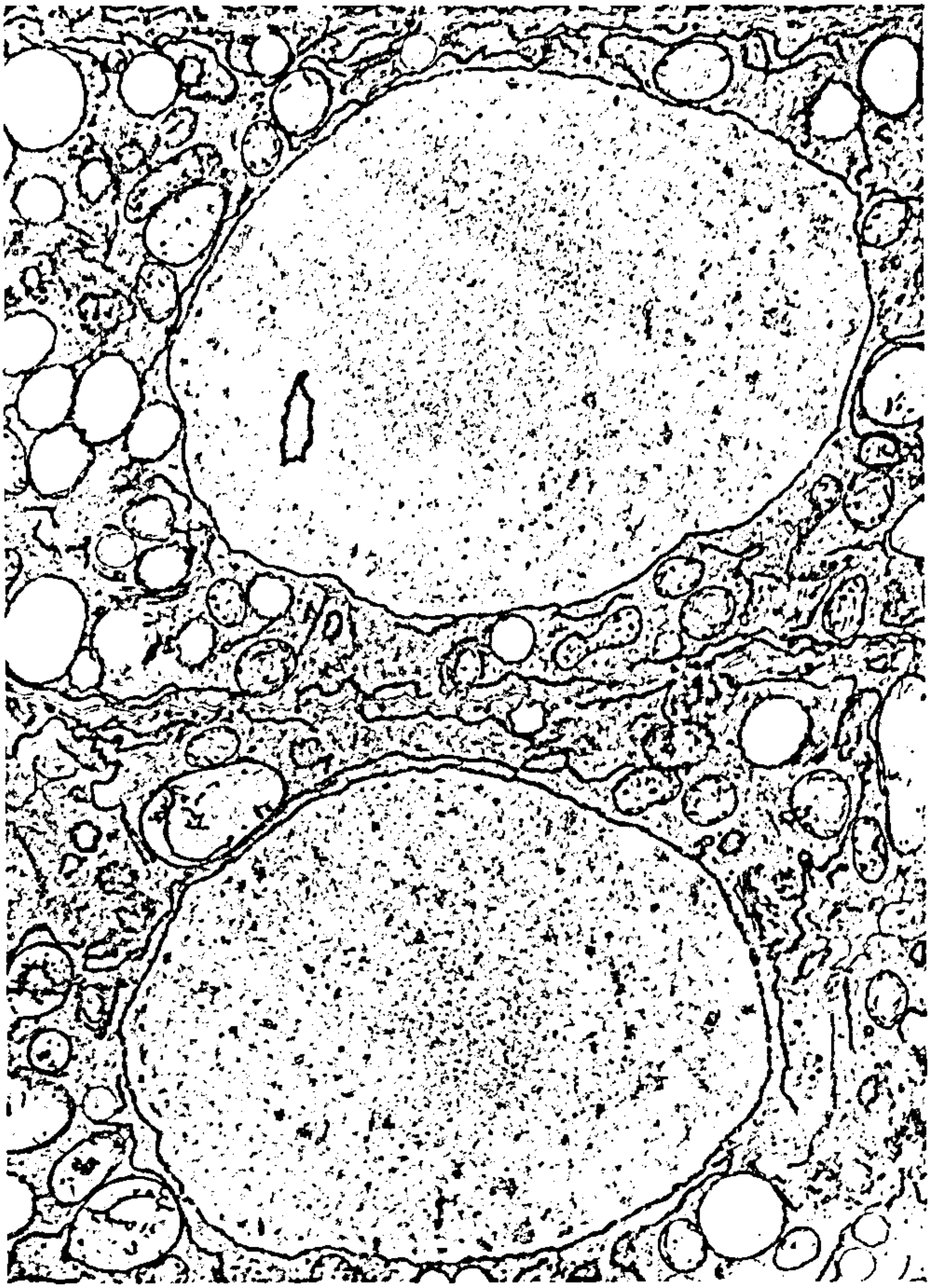
- وجود مثبطات الانبات 772
- مركبات تحفز الانبات 773

• السكون فى البراعم 773
- التزامن الضوئى والسكون فى البراعم 774
- الهرمون المسبب للسكون 775
- السكون فى درنات البطاطس 777

• مواد مثبطة للنمو 777
- إطلاق المورتات 781

• ملخص 781

• المراجع 784



صورة من الميكروسكوب الالكترونى توضح انقسام الخلية عند انتهائه فى شجيرة الاسبيرج المورّقة (Euphorbia esula) لاحظ كذلك النواة والنوية والشبكة الاندوبلازمية والميتوكندرية وجهاز جولجى والبلاستيدات الأولية والاسفيروسومز. (Courtesy of M. Arif Hayat.)).

الفصل الأول

الخلية النباتية – تركيبها ووظائف أجزائها

The plant cell - structure and function of its parts

مقدمة Introduction

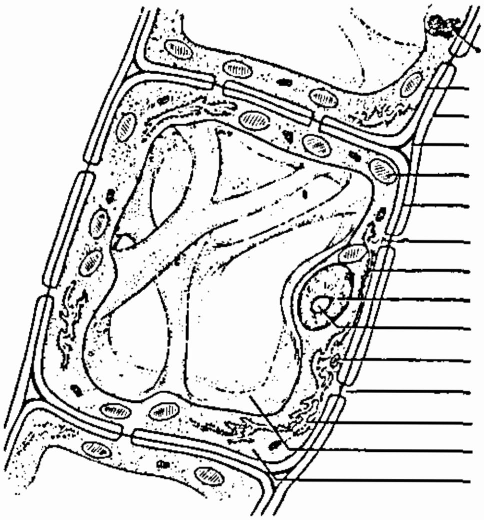
مع أن النبات يبدو متجانس التركيب ولكنه يتكون من أجزاء مجهرية تعرف بالخلايا cells، بطريقة غريبة وغير معروفة إلى حدّ الآن هذه الأجزاء الصغيرة تعمل بشكل منظم لتعطى الحياة للنبات المتعدد الخلايا. فى نبات الخلية الواحدة كما هو فى النباتات الأولية (البكتيريا والطحالب)، الخلية كائن منفصل تستطيع الحياة فى غياب الخلايا الأخرى.

نحن على أساس متين عندما نقول أن الخلية هى وحدة الحياة الأساسية. هى كذلك أصغر تركيب فى الوجود يستطيع النمو والتكاثر، الفيروسات أصغر من الخلايا أعتبرها البعض وحدات حية، إلى حدّ الآن لم يلاحظ أى فيروس منفصل عن الخلايا الحية وفى الواقع يعتمد عليها فى تكاثره، لذلك الفيروسات ينقصها عامل مهم وهو التكاثر لا يمكن اعتبارها وحدة حياة أساسية.

حجم وشكل النبات يعتمد على عدد وترتيب وأشكال خلاياه، مثلاً فى الفصول القادمة سنرى أن أنسجة التوصيل فى النبات تتكون من خلايا خاصة التركيب لنقل كميات كبيرة من الماء والمواد الغذائية بسرعة. كذلك فى فصول أخرى سنناقش علاقة معينة بين تركيب الخلايا ووظائفها فى الأوراق والجذور. فى الحقيقة، الغرض من هذا الكتاب دراسة وظائف اعضاء النبات، علم يبدأ بمعرفة الخلية النباتية وأجزاءها، رسم توضيحى لخلية نباتية نموذجية فى شكل 1-1.

جدار الخلية Cell wall

مع وجود إستثناءات قليلة، كل الكائنات يجب أن تحتوى على دعامة طبيعية



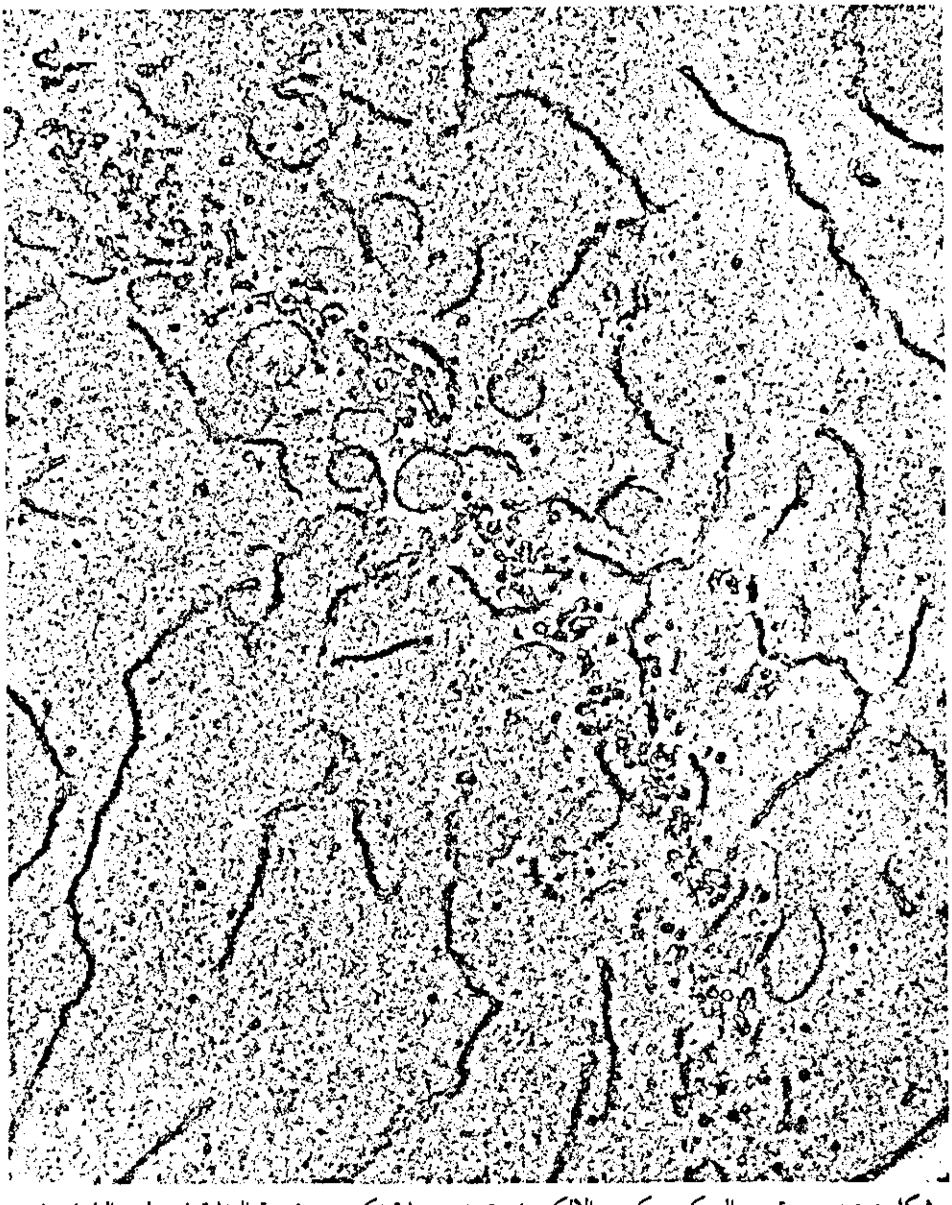
شكل 1-1 : رسم تخطيطى يوضح خلية نباتية نموذجية

لتعطيها شكل معين، فى عالم الحيوان هذه الدعامة إما أن تكون خارجية exoskeleton الذى تحوى بقية الخلايا أو داخلية endoskeleton وتتماسك فيها بقية الخلايا. فى النبات كل خلية محاطة بتركيب صلب يعرف بجدار الخلية الذى ينعدم فى الخلية الحيوانية، بوجه عام يعتقد أن جدار الخلية جزأ غير حى من الخلية الذى يفرز من الجزأ الحيى من الخلية المعروف بالبروتوبلاست protoplast. مع ذلك إعطاء صفاة الحياة وعدمها لمكونات الخلية المختلفة غير صحيح لأن مكونات الخلية لايمكن إيجادها منفصلة.

مكون جدار الخلية الرئيسى هو السليلوز cellulose، مركب يتكون من إتصال عدّة آلاف من وحدات السكر، الذى ينتج فى عملية البناء الضوئى photosynthesis صورة أوضح للتكوين الكيميائى لجذر الخلايا سيكون فى فصل قادم. زيادة على السليلوز مركبات بكتيكية وهيميسيلولوز ولجنين وسوبرين وبروتين وكيوتين هى المركبات الرئيسية التى توجد فى جذر الخلايا.

تكوين جدر الخلايا Cell wall formation

يبدأ تكوين جدر الخلايا خلال الطور الأخير من الانقسام الغير مباشر المعروف بالتيلوفيز Telophase (شكل 1-2). لاحظ فى شكل 1-2 أن الأجزاء



شكل 2-1 : صورة من الميكروسكوب الالكترونى توضح بداية تكوين صفيحة الخلية في طور التلوفيز فى خلية القمة النامية للبصل المنقسمة. نرى فى الجهة العلوية اليمنى والسفلية الشمالية جزأ من نواة التلوفيز. صفيحة الخلية المتكونة تصل مابين أسفل اليمين إلى أعلى الشمال. بداية غشاء الشبكة الاندوبلازمية مع دلالة تفرعه موجود فى الجهتين من صفيحة الخلية. مجاوراً لصفيحة الخلية بداية الشبكة الاندوبلازمية قصيرة وتكون تشابك من شبكة دقيقة وإنتفاخات على الخط الفاصل مابين الخليتين.
(After K. Porter and R. Machado. 1960. Biophys. Biochem. Cytol. 7:167)

الأنبوبية للخيوط الاندوبلازمية endoplasmic reticulum قد إنتقلت إلى المناطق الوسطى من الخلية خلال طور التلوفيز. يعتقد الباحثون أن هذه الخيوط تدخل فى تكوين صفيحة الخلية cell plate أو الطبقة الوسطى middle lamella، يمكن أن نعتقد أن الطبقة الوسطى هي المادّة التى تتماسك بها الخلايا المجاورة. مركب واحد بصفة خاصة هو بكتات الكالسيوم calcium pectate (ملح الكالسيوم لحامض البكتيك) موجود بكثرة فى الطبقة الوسطى ويعمل كمادّة لاصقة مهمة بين الخلايا، فى الحقيقة سبب عدم تماسك الفاكهة أثناء النضوج هو ذوبان المواد البكتيكية للطبقة الوسطى. هذه المواد تفقد خاصتها اللاصقة بواسطة الإنزيمات البكتولتيك pectolytic enzymes التى يزيد نشاطها كلما نضجت الثمار.

الجدار الأولى Primary wall : الجدار الأولى بجانب الطبقة الوسطى وهو أول ماينتج فى تكوين جدار الخلية من البروتوبلاست protoplast. خلال زيادة حجم الخلية الجدار الأولى يبقى رقيق ومطاط elastic، يتغلظ ويصبح صلب عند الإنتهاء من زيادة حجم الخلية.

الباحثون الأولون اعتقدوا أن الجدار الأولى يحتوى على المواد البكتيكية وهيميسليلوز وسليلوز، بوجود المواد البكتيكية بكميات كبيرة فإنها تطغى على خواص الجدار خلال نمو الخلية. مثلاً كير Kerr(21) أشار إلى أن مركبة الجدار الأولى خلال إطالة الخلايا تقترح وجود وأهمية المواد البكتيكية، مع ذلك تحليل الجدار الأولى لخلايا بادرات الشوفان الذى قام بها بايشب ومن معه Bishop et al(9) أوضحت وجود الهيميسليلوز بكميات أكبر من المواد البكتيكية ، كذلك رى وألبرشيم Albersheim and (30) Ray (1) أوضحا أن الجدار الأولى يحتوى على كميات قليلة من المواد البكتيكية، هذه المعلومات تقترح أن الهيمسليلوز والمكونات الأخرى للجدار الأولى تلعب دوراً أهماً فى الأطوار الأولى من نمو الخلية مما اعتقد فى السابق. الهيمسليلوز زيلو جلوكان xyloglucan مادّة مهمة رابطة فى تركيب جدر الخلايا، زيلو جلوكان له رابطة هيدروجينية بالسليلوز ورابطة تساهمية coralent مع المركبات البكتيكية (42،4).

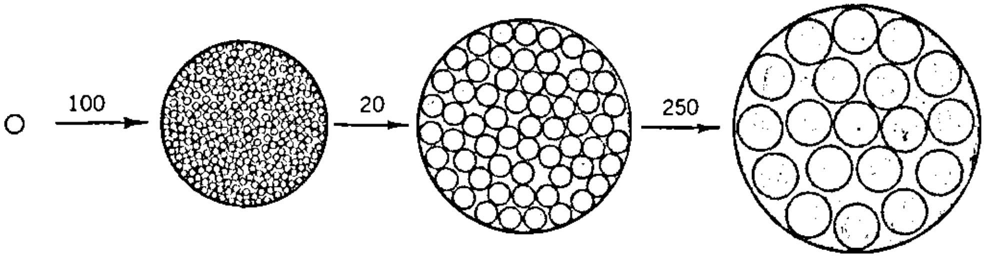
في دراسة لتركيب جدر خلايا القمة النامية للجذر وجد جنسن jensen (20)

مع أن جدر الخلايا ماقبل الحزم الوعائية provascular تحوى على نسبة كبيرة من المواد البكتيكية والهيميسليلوز، جدر خلايا القشرة cortex والبروتودرم protoderm تحوى على نسبة قليلة من هذه المواد. يظهر أن كل مكونات جدر الخلايا موجودة فى الجدار الأولى، نسبة وجودها تختلف باختلاف الخلايا. الجدير بالذكر كذلك جذر الخلايا تحتوى على كميات كبيرة من مركبات البروتين الذى هي غنية بالاحماض الأمينية البرولين proline والهيدروكس برولين hydroxyproline.

الجدار الثانوى secondary wall : يتغلظ جدار الخلية كلما زادت فى النضوج بترسب طبقات من السليلوز يفرزها السيتوبلازم cytoplasm. يصبح جدار الخلية أقل مرونة وأخيراً تقريباً غير مرن. وبهذا نعرف لماذا تتوقف إطالة الخلايا عندما يتكون الجدار الثانوى. الجدار الثانوى هو الذى يعطى الخلية النباتية استقلالية التركيب.

السليلوز هو المركب السائد الوجود فى الجدار الثانوى. طبقات جدر الخلايا التى تتكون فى الأطوار الأخيرة من النمو معظمها سليلوز نقى. المثل المعروف هو ألياف القطن التى تحوى على أكثر من 90% من الوزن الجاف لجذر الخلايا سليلوز نقى.

ترتيب السليلوز الجزيئي والماكرو جزيئي فى جدر الخلايا Molecular and macromolecular arrangement of cellulose in the cell wall : جدر الخلايا يمكن أن تكون أخيراً شبكة من خيوط السليلوز التى تختلف فى التعقيد والحجم. سيجل Siegel (33) شرح علاقة سلاسل جزيئات السليلوز. أصغر وحدة فى جدار الخلية هي الشعيرات الأولية elementary fibrils أو الوحدات الغروية micelles. كل واحدة من هذه تتركب من 100 سلسلة سليلوز تقريباً ولها مساحة تقاطع 3000 A^2 تقريباً. أكبر خليط سليلوز بعد ذلك هو الشعيرات الصغيرة microfibril التى يعتقد أنها تتكون تقريباً من 20 وحدة غروية ولها مساحة تقاطع تقريباً 62.500 A^2 (شكل 3-1). مع أن جزىء السليلوز لايمكن مشاهدته حتى



شكل 3-1 : رسم تخطيطى يوضح إتحاد خيوط جزيئات السليلوز فى وحدات غروية وشعيرات دقيقة وشعيرات (عند الرسم لم يلاحظ المقياس). الأرقام تدل على طول القطر التقريبى لكل وحدة.

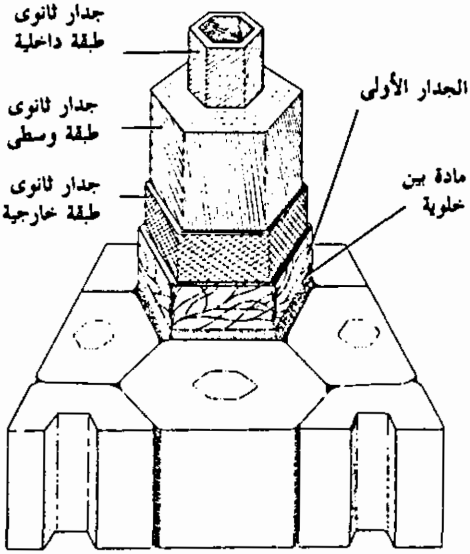
باستعمال الميكروسكوب الالكترونى electron microscope، الوحدات الغروية والألياف الصغيرة يمكن رؤيتها بوضوح تحت الميكروسكوب الالكترونى. مع أن الشعيرات الصغيرة تكون 20% من حجم الجدار الأولى لكنها تعتبر الوحدات الأساسية فى جدر الخلايا (2). مثلاً لو نزعت المواد الغير سليلوزية من جدر الخلايا تسبب تغيير بسيط فى شكل الخلية أو خواص الجدر الميكانيكية.

تجمع تقريباً 250 من الألياف الصغيرة تكون شعيرة ميكروسكوبية واحدة مساحة تقاطعها $0.16\ \mu^2$. شعرة القطن التى يمكن رؤيتها بالعين المجرّدة تحتوى على تقريباً 1500 شعيرة، بعملية حسابية بسيطة يمكن توضيح أن هناك 7.5×10^8 سلسلة من جزيئات السليلوز فى شعرة قطن واحدة.

الوضع الطبيعى للشعيرات الصغيرة فى الجدار الأولى تختلف عنها فى الجدار الثانوى. فى الجدار الأولى الشعيرات الصغيرة وضعها متعامد مع طول الخلية ولكنها توجد طولياً فى زوايا الخلايا. فى الجدار الثانوى الطبقات يمكن تمييزها كل طبقة لها ترتيب مختلف للشعيرات الصغيرة (شكل 1-4) مثلاً فى الصنوبريات Conifers. جذر التراكيد Tracheid توضح فيها خمسة طبقات الطبقة الوسطى وجدار أولى رقيق وثلاثة طبقات من الجدر الثانوية. لذلك تعتبر تسعة طبقات من الجدار يفصل تجويف خليتين من التراكيدات المتجاورة.

فى شكل 4-1 شعيرتان صغيرتان حلزونيتان تكونان زاوية كبيرة مع قائم الخلية يمكن رؤيتهما فى الطبقة الخارجية من الجدار الثانوى. فى الطبقة الثانية من الجدار الثانوى يمكن ملاحظة الشعيرات الصغيرة فى أشكال حلزونية ودوائر متحدة المركز. الطبقة الداخلية توجد الشعيرات الصغيرة فى أشكال منبسطة وحلزونية (36).

مناطق التكوين Site of synthesis : يعتقد العلماء الأولون أن تكوين جذر الخلايا يحدث فى أماكن خاصة مابين جدر الخلايا والسيتوبلازم. بعد إختراع الميكروسكوب الالكترونى وجد أن السيتوبلازم يتخلل جدر الخلايا فى أماكن مختلفة من تلاقى الجدر بالسيتوبلازم (27، 28، 29، 43). تكوين جدر الخلايا يعتقد أن يحدث فى هذه الأماكن الخاصة. بعض العلماء أدخلوا بعض التعديلات على هذه النظرية بحيث أن تكوين جدر الخلايا يحدث فى الأماكن التى فيها الخيوط السيتوبلازمية plasmodesmata تتخلل الجذر (32، 35). مازال هناك بعض العلماء يعتقدون أن تكوين الشعيرات الصغيرة يحدث فى جذر الخلايا فى مناطق منفصلة من السيتوبلازم (5). نظرياً كل المود الأولية اللازمة لتكوين جذر الخلايا تنتقل إلى هذه الأماكن التى يحدث فيها تكوين الجذر، تقرياً يحدث



شكل 4-1 : منظر يوضح قطاع لعدة طبقات من جدار الخلية يبين ترتيب الشعيرات الدقيقة للسليلوز فى كل طبقة.

(After A. Wardrop and A. Bland. 1959. Proc. 4th Intl. Congr. of Biochem, 2:76 New York: Pergamon Press).

هذا الانتقال خلال الخيوط السيتوبلازمية. ويلى ومن معه Whaley et al (40،39) أشاروا إلى أهمية إطالة الشبكة الاندوبلازمية endoplasmic reticulum إلى سطح البلاستيدات الأولية protoplast فى هذا الشأن. كثير من العلماء لاحظوا أن الشعيرات الصغيرة توجد بشكل موازية لبعضها، هذا يقترح إشتراك بعض التركيبات فى السيتوبلازم، لقد ساند هذا الاقتراح لبتر وبرتر Ledbetter and Porter (22) عندما لاحظا وجود أنابيب صغيرة microtubules فى سيتوبلازم خلايا اللحاء (شكل 1-5) هذه الأنابيب الصغيرة توجد ملاصقة جداً لمناطق تقارب السيتوبلازم بجدر الخلايا ووضعها موازياً للشعيرات الصغيرة فى جدار الخلية. إلى حدّ الآن لا يوجد مايثبت علاقة مباشرة للأنابيب الصغيرة فى تكوين الشعيرات الصغيرة. زيادة على ذلك تمزيق الأنابيب الصغيرة بالكولشيسين colchicine يغير من ترتيب الشعيرات الصغيرة بدون أن يؤثر فى تكوينها (37).

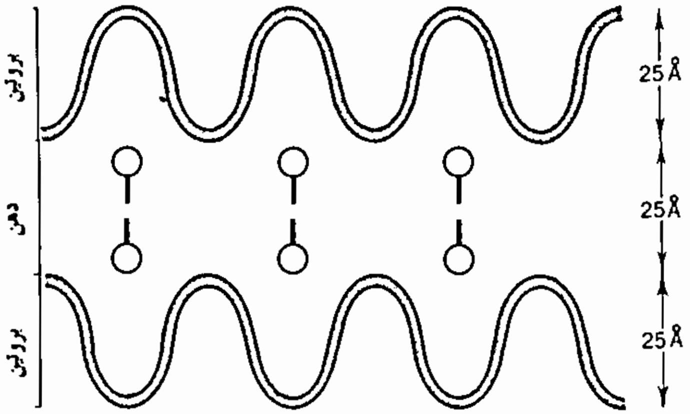
غشاء الخلية Cell membrane

مع أن لحد ما جدار الخلية يفصلها من البيئة المحيطة ولكنه فصل غير تام. معظم المواد الموجودة قريباً من الخلية لايمنعها الجدار من الدخول إليها. إذا لم يكن للخلية أى حاجز آخر لمنع دخول المواد الغير مرغوب فيها فإن حياة الخلية تكون فى خطر. فى الحقيقة الخلية الحية لايمكن أن توجد فى هذا الوضع. لهذا ملاصق مباشرة لجدار الخلية من الداخل ومحيط بالبروتوبلاست protoplast مركب رقيق وحساس قابل للانثناء يسمى غشاء الخلية cell membrane أو بلازملما plasmalemma. أهمّية هذا التركيب للخلية الحية مهماً جدّاً. حيث أن الغشاء يحوى السيتوبلازم ومحتويات السيتوبلازم نستطيع أن نقول أن الغشاء يحتوى ويحافظ على الأجزاء الحية من الخلية.

غشاء الخلية يقوم بتنظيم العملية الحيوية وهى التحكم فى دخول وخروج المواد إلى ومن الخلية. غشاء الخلية مميز النفاذية defferentially permeable يسمح لبعض المواد بالنفاذ إلى داخل الخلية ويمنع بعضها. زيادة على ذلك غشاء الخلية يسمح لبعض المواد بالنفاذية إلى داخل الخلية ويمنع خروجها منها،

شكل 5-1 : صورة من الميكروسكوب الالكترونى لقطاع عرضى مماس لجدار خلية لحاء الجذر. عدّة انتفاخات صغيرة يمكن رؤيتها فى السيتوبلازم كلها موازية للجدار العرضى.
(Courtesy of M.C. Ledbetter, Brookhaven National Laboratory.)

مثلاً بعض العناصر المعدنية الضرورية يجب أن تتراكم داخل الخلية بتركيزات أعلى مما هى موجوده فى المحيط الخارجى. كذلك والمهم للخلية أن الغشاء يمنع لحدّ كبير دخول المركبات السامة إلى السيتوبلازم.



شكل 6-1 : رسم توضيحي يبين جزيء غشاء الخلية، يوضح جزيء ثنائي للدهن في المركز بجانبه جزيء واحد من طبقة البروتين من الجانبين.
(After J. Robertson. 1962. Sci. Amer. 206 (4):64.)

لايمكن تمييز الغشاء عن السيتوبلازم باستعمال الميكروسكوب العادى بسبب اللون الواحد لهما. ولكن غشاء الخلية يمكن تمييزه بوضوح كمركب منفصل عن السيتوبلازم باستعمال الميكروسكوب الالكتروني.

تحليل غشاء الخلية كيميائياً وفيزيائياً أوضح أنه بروتين دهني lipoprotein وله جزئين مركزيين من الدهن محاطان بطبقة من جزيء البروتين. روبرتسن Robertson(31) قدّر أن سمك الغشاء تقريباً A75. توضيح يمثل جزيء الغشاء في شكل 6-1.

محتويات السيتوبلازم Inclusions of cytoplasm

الشبكة الاندوبلازمية Endoplasmic reticulum

السيتوبلازم في الخلية المرستيمية meristematic cell متشابك بحويصلة محاطة بغشاء تسمى الشبكة الاندوبلازمية أو الارجستوبلازم ergastoplasm. غشاء هذه الحويصلة يعتقد أنه بروتين دهني lipoprotein بشكل يشبه غشاء الخلية. مع أن الشبكة الإندوبلازمية تحافظ على مظهرها يمكن أن تتغير خلال تطور الخلية أو القيام ببعض أنشطتها.

الشبكة الاندوبلازمية تستمر مع الشبكـة النوويـة nuclear membrane وتصل إلى سطح الخلية (38،41). فى الحقيقة هذه الأغشية وجدت في الجدران الأولية لبعض الخلايا وأحياناً تصل إلى الخلايا المجاورة (39، 40، 41).

ويلى ومن معه Whaley et al (39، 40) أشاروا إلى محتويات أغشية النواة بأنها الشبكة الاندوبلازمية تصل مابين محتويات النواة وسيتوبلازم الخلية. حيث أن بعض خيوط الشبكة الاندوبلازمية تصل من خلية إلى الخلية المجاورة فإن أنوية هاتين الخليتين يمكن أن تعتبران في حالة إتصال مباشر.

بالنظر إلى الخلية من ثلاثة مساقط يمكن أن نرى الشبكة الاندوبلازمية تقسم السيتوبلازم إلى مجموعة فجوات صغيرة. أخيراً تقسيم السيتوبلازم هذا أعطى كثيراً من العناية. داخل هذه الفجوات إنزيمات معينة أو مواد التفاعل يمكن أن تتجمع أو يتخلص منها. هذه الظاهـرة لهـا أهميـة حيويـة للخليـة. سنـرى فى الفصول القادمة مثلاً أن تفاعلاً يمكن أن يضطر فى مسار معين بسبب تراكـم بعض المـواد والنـقص فى أخرى. مع أنـه لم يـحث جيـداً أهميـة الشبكـــة الاندوبلازمية لنشاطات الخلية العامة.

الميتوكندرية Mitochondrion

ماعدا النواة، حصلت الميتوكندرية على أكثر دراسة من أى محتويات الخلية الأخرى. النتيجة أن معلوماتنـا علـى الشكـل الخارجـى ووظيفـة الميتوكندريـة متوفـرة بغـزارة. سنحـدد أنفسنـا فى هذا الـوقت أكثـر بالشكـل الخارجـــى للميتاكندرية من وظيفتها الذى سأتدرس بالتفصيل فى فصل على التنفس.

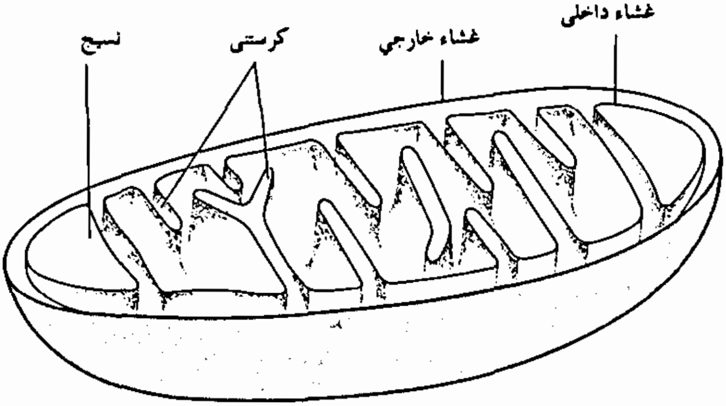
انتقال الطاقة فى الميتاكندرية Energy transfer in mitochondria : حيـث أن معظـم الطاقة المستعملة فى الخلية مصدرها الميتاكندرية فلهـذا غالبـاً مايطلـق عليهـا «محطة توليد الطاقة» powerhouse للخلية، مثال علـى ذلك الخليـة المرستيميـة حيث توجد الميتاكندرية بكثرة. ماذا نقصد عندما نقول الميتاكندرية توفر الخلية بالطاقـة المستعملـة؟ عندمـا يحـدث التـأكسد البيولوجـى للبروتيـن والدهـون

والكربوايدراتات فى الخلية تنطلق طاقة. هذا مشابه إلى حد ما لإحتراق ورق أو خشب حيث تنطلق طاقة فى شكل حرارة. مع أن فى الخلية وبصفة خاصة فى الميتاكندرية معظم الطاقة الناتجة تحفظ فى شكل رابطة الفوسفيت الغنية بالطاقة. أهم مركب فى هذه الحالة هو الادينوسين ثلاثى الفوسفيت adenosine triphosphate (ATP). ميزة تخزين الطاقة فى هذا المركب أن يمكن إطلاقها واستعمالها فى تفاعلات الخلية التى تحتاج طاقة. إذن ATP يتكون فى الميتاكندرية وينطلق فى الخلية إلى المناطق التى تحتاج طاقة.

الشكل الظاهرى للميتاكندرية Mitochondrion morphology : دعنا نتعرض لتركيب الميتاكندرية دراسة فيها الميكروسكوب الالكترونى عاملاً مهماً. هذا الجسم عديد الاشكال pleomorphic يتكون من غشاء ذو طبقتين يحتوى على النسيج الداخلى matrix ويتراوح حجمه بين 0.2 إلى 0.3μ. فى الغشاء الداخلى عدّة ثنايا تتمدّد داخل النسيج الداخلى. بعض هذه الثنايا تخترق النسيج الداخلى وتصل الغشاء الداخلى من الجهة الأخرى. هذه الثنايا المعرضة للغشاء الداخلى تسمى كرستى cristae (شكل 1-7).

الكرستى فى الميتاكندرية جذبت كثيراً من الإنتباه لأن لها شبه كبير بنظام الصفائح lamellas system فى البلاستيدات الخضراء chloroplasts (انظر فصل10). يمكن أن تكون لهذه المحتويات السيتوبلازمية أصل واحد.

أهمية التركيب التنظيمى Importance of structural organization : بسبب التركيب المعقد للميتاكندرية وبسبب تشابه التنظيم فى الميتاكندرية لأنواع كثيرة من النباتات، نستطيع أن نفترض علاقة قوية مابين الشكل والوظيفة، مثلاً التأكسد الفسفورى (تكوين ATP) يقف عندما نفقد تركيب الغشاء المزدوج. يظهر أن تفاعلات دورة كربس Krebs cycle الذى يحدث فى الميتاكندرية يعتمد على تركيب الغشاء المزدوج (45). مع أن الانزيمات الداخلة فى هذه التفاعلات يمكن استخلاصها بسهولة من النسيج الداخلى القابل للذوبان. من الملاحظ أن



شكل 1-7 : رسم توضيحي يبين قطاع طولي في ميتاكندرية. لاحظ الغشاء من طبقتين والثنايا المعرضة أو الكرستى للغشاء الداخلي.

أجزاء الميتاكندرية تستطيع أن تقوم ببعض تفاعلات أكسدة دورة كربس وليس كلها (16، 17).

منشأ الميتاكندرية origin of mitochondria : مع أن عدّة محاولات عملت لتحديد منشأ الميتاكندرية ولكنه لم يوضح بعد. هناك عدّة نظريات وضعت لشرح تكوين الميتاكندرية. ويلي ومن معه Whaley et al (41) من رأيهم أن الميتاكندرية

شكل 1-8 : جزأ من خلية القشرة لجذر البصل، تظهر الميتاكندرية ممكن أن تكون في حالة إنقسام.
(Courtesy of M. Arif Hayat, University of Dayton, Dayton, Ohio.)

يمكن أن تنقسم (شكل 1-8). جهاز جولجى Golgi apparatus (13) وحتى النواة nucleus (19،20) أعتقد أنها تعطى الميتاكندرية. أخيراً اقترح بن جرين وإشمدت Ben Geren and Schmidt (6) أن الميتاكندرية يمكن أن تتكون من غشاء الخلية.

بعض العلماء يعتقدون أن الميتاكندرية جسم سيتوبلازمى قابل للتكاثر (14). المضمون أن تكاثر الميتاكندرية لاتتحكم فيه النواة. مساندة لهذه النظرية أن الأحماض النووية حامض ديوكس ريبونيوكليك deoxyribonucleic acid (DNA) وحامض ريبونيوكليك ribonucleic acid (RNA) وجدا فى الميتاكندرية (12،25،34). الأحماض النووية عاملاً مهماً فى تخزين ونقل المعلومات وتكوين البروتين، خاصية ضرورية الوجود فى الأجسام القابلة للتكاثر. من الملاحظ أن DNA للميتاكندرية المفصول من فاصولياء المنج Mung bean واللفت Turnip والبطاطا Sweet potato والبصل Onion تختلف عن DNA للنواة المفصولة من نفس النباتات (34).

البلاستيدة الخضراء Chloroplast

التركيب ووظيفة البلاستيدة الخضراء مغطى بالكامل فى ثلاثة فصول على التمثيل الضوئى photosynthesis.

جهاز جولجى Golgi apparatus

قبل إختراع الميكروسكوب الاليكترونى وجود جهاز جولجى أو مركب جولجى Golgi complex كما يسمى أحياناً كان موضوع جدل. الميكروسكوب الاليكترونى لم يترك أى شك لوجوده (شكل 1-9).

تركيب جهاز جولجى Structure of Golgt apparatus : جهاز جولجى كما يرى فى الصورة المجهرية يتركب من جزأين كومة من الأوعية المفلطحة المحاطة بغشاء cisternae ومجموعة حويصلات vesicles صغيرة دائرية. التى تظهر فى مجموعات حول حواف الأوعية. بالرجوع إلى ويلى ومن

معـه Whaley et all (39،40) حويصلات جولجى تنبثق من حواف أوعية جولجى. يعتقد أن الحويصلات تظهر من أغشية الأوعية.

أغشية جهاز جولجى يشبه لحدّ ما غشاء الشبكة الأندوبلازمية فى الحقيقة بعض العلماء (18) يعتقدون أن اندماجاً يحدث مابين أوعية جولجى والشبكة الاندوبلازمية. هؤلاء العلماء كذلك اقترحوا أن الحويصلات الصغيرة المتصلة بأوعية جولجى يمكن أن تنمدمج مع هذه الأوعية أو تندمج مع بعضها لتكون أوعية.

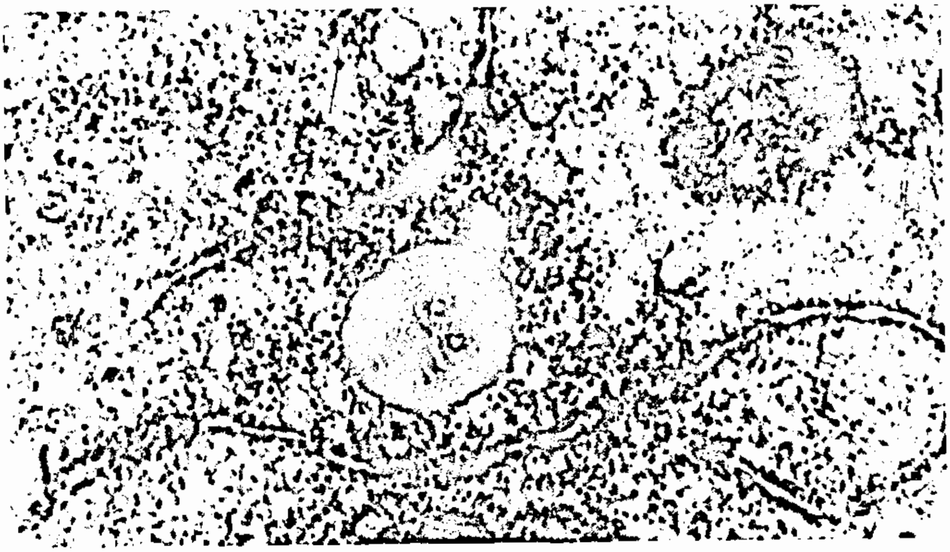
وظيفة جهاز جولجى Function of Golgy apparatus

إلى حدّ الآن جهاز جولجى لم يفصل فى حالة نقية لهذا نستطيع أن نفترض وظيفته، حيث أن يمكن رؤيته بسهولة فى خلايا الإخراج، النظرية المقبولة هى

شكل 9-1 : صورة من الميكروسكوب الالكترونى تبين جهاز جولجى من خلية القشرة لجذر الفجل.
(Courtesy of M. Arif Hayat, University of Dayton, Dayton, Ohio.)

أنه يدخل فى بعض تكوينات الخلايا. جهاز جولجى لوحظ أنه يتركز فى مناطق تكوين جدار الخلية (41)، يقترح أن يكون له مهام فى هذه العملية.

الميكروسوم (الريبوسوم) Microsome (ribosome) : متحد مع الشبكة الاندوبلازمية أو سابحاً فى السيتوبلازم أجسام ميكروسكوبية تسمى الميكروسومات أو الريبوسومات (شكل 1-10). بالرجوع إلى ويلى ومن معه Whaley et al (41) جزأ الميكروسومى من السيتوبلازم يحتوى على 40-50% من RNA للخلية، و15% من بروتين الخلية وحوالى 50% من الدهون الفسفورية للخلية. الميكروسوم يمكن وصفه بمركب الدهن الفسفورى ريبونيوكليو بروتين - phospholipid ribonucleo - protein complex. RNA هو الحامض النووى الذى يقوم أولاً بتكوين البروتين، حقيقة قادة العلماء إلى الافتراض أن الميكروسومات لها عمل هام فى تكوين البروتين. هذا الافتراض اثبتت صحته عندما وضح تكوين البروتين بالميكروسومات المفصولة من الخلية.



شكل 1-10 : جزأ من خلية القشرة لجذر البصل توضح الشبكة الاندوبلازمية المحببة ومعها الريبوسومات المرافقة. لاحظ كذلك الريبوسومات المنطلقة في السيتوبلازم.
(Countesy of M. Arif Hayat, University of Dayton, Dayton, Ohio.)

الفجوة Vacuole : فى الخلايا الصغيرة الغير ناضجة مثل الموجودة فى المناطق المرستيمية، الخلية بوجه عام مملوءة بسيتوبلازم غليظ القوام. متوزعة فى السيتوبلازم قطرات تظهر تحت الميكروسكوب مثل فقاعات الماء. هذه القطرات الصغيرة تعرف بالفجوات. كلما كبرت الخلية فى الحجم ونضجت، القطرات الصغيرة تتجمع مع بعضها لتكون الفجوة والذى فى العادة تملأ معظم فراغ الخلية. فى هذه الحالة السيتوبلازم يضغط على الجدار مكوناً طبقة رقيقة حول الفجوة (شكل 1-1).

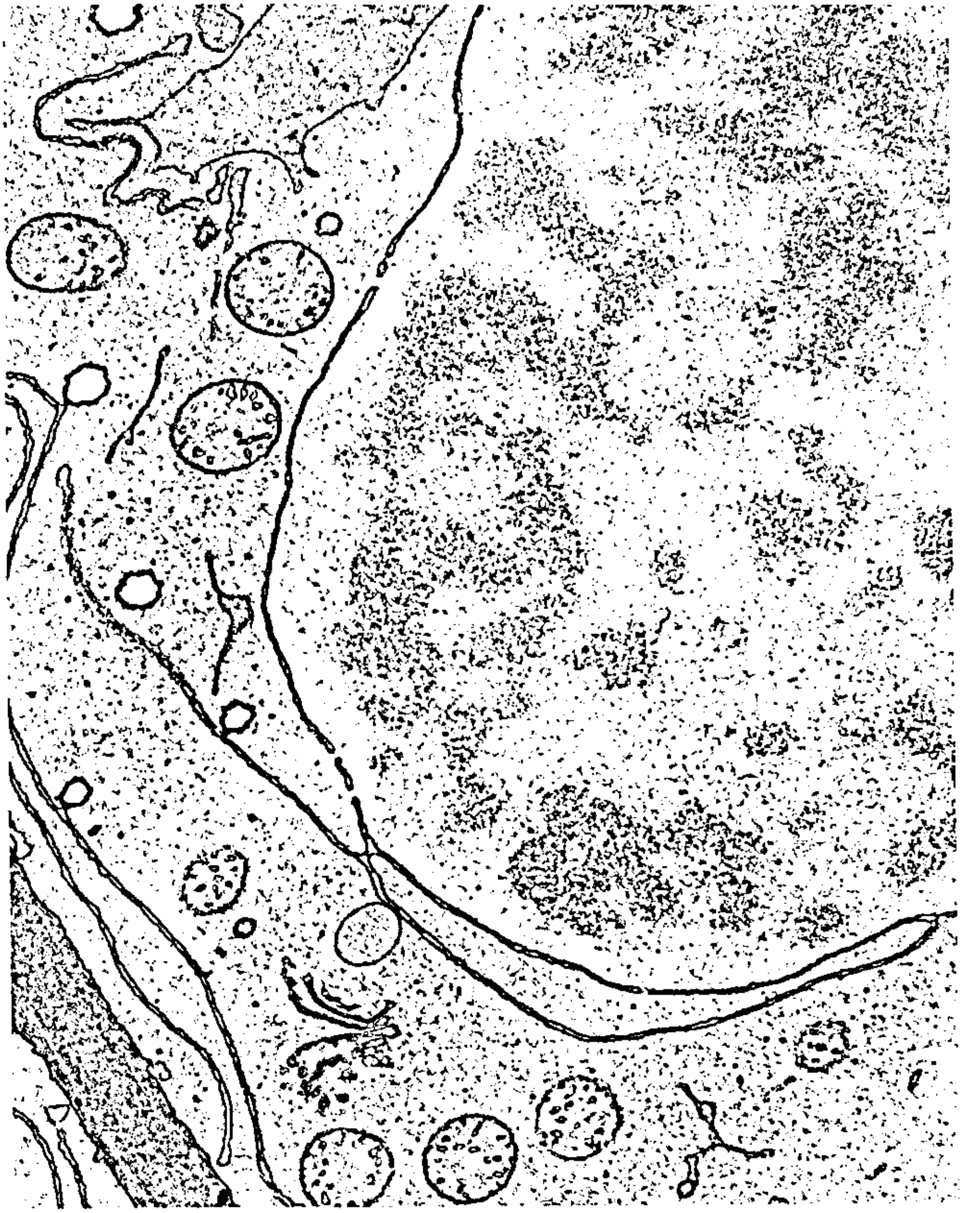
الفجوة مبطنة من الخارج بغشاء واحد من البروتين الدهنى التى يحتوى ماء به مواد عديدة فى محلول solution أو معلقة suspension يشار إليهم جميعاً سائل الخلية cell sap . مثل غشاء الخلية، غشاء الفجوة مميز النفاذية differentially permeable .

فى أنسجة النباتات الراقية، المهمة الأولى للفجوة المحافظة على ضغط الانتفاخ turgor pressure الذى هو ضرورياً كدعامة والتحكم فى حركة الماء. حيث أن سائل الخلية يحتوى على مواد كالسكر والأحماض العضوية والاملاح المعدنية والغازات والأصباغ والدهون، واضح أن الفجوة كذلك تعمل كبالوعة sink للمواد الناتجة من التفاعلات الحيوية.

النواة Nucleus

منذ اكتشفها روبرت براون Robert Brown فى سنة 1835 نواة الخلية جذبت إنتباه وحب استطلاع آلاف من البحاث. إنه مجال جيد للدراسة حيث أنها لها تأثير يتحكم فى الوراثة ونشاطات الخلية. مثلاً النواة تتحكم أو توجه تكوين الأنزيمات التى تحفز معظم إذا لم يكن كل التفاعلات الحيوية فى الخلية، النواة لها تأثير يتحكم فى فسيولوجية الخلية.

فى الخلية الغير ناضجة النواة جسم دائرى فى مركز سيتوبلازم الخلية. فى الخلية الحية الناضجة النواة موجودة فى جانب الخلية لأن السيتوبلازم مضغوط على الجدار بالفجوة. بوجه عام النواة تظهر مفلطحة قليلاً تحت هذه الظروف.



شكل 11-1 : صورة من الميكروسكوب الالكتروني تبين جزءاً من الخلية المرستيمية للقمة النامية لجذر الذرة، يوضح غشاء النواة ذو الطبقتين مع الفتحات الواضحة. لاحظ استمرارية الغشاء الخارجي مع الغشاء الثنائي للشبكة الاندوبلازمية. واضح كذلك الميتاكندرية وجهاز جولجى (الشمال السفلى) ومحتوى للسيتوبلازم غير معروف.

(After W. Whaley et al. 1960. Am. J. Botany 74:401)

غشاء النـــواة Nuclear membrane : مثل محتويات السيتوبلازم الأخرى النواة محاطة بغشاء من طبقتين تركيبه بروتين دهنى. غشاء الخلية يفصل السيتوبلازم علــى المـــادة المحببـــة (نيوكليوبـــلازم Nucleoplasm) للنـــــواة. أوضح الميكروسكوب الالكترونى مظهرين لغشاء النواة. أولاً الغشاء مستمر مع الشبكة الاندوبلازمية، وثانياً غشاء النواة يحتوى فى تركيبه على عدد كبير من الفتحات (شكل 1-11).

أهمية هذين التركيبين لم تعرف إلى حد الآن ولكنه واضح أن اتصال مباشر مابين السيتوبلازم والنيوكليوبلازم إحتمال مؤكّد.

النيــوكليــوبـــلازم Neucleoplasm : يتكـون النيوكليوبـلازم من مادّة تركيبيـــة structural ومادّة غير تركيبية structureless. المادّة التركيبية تتكـون من خيـوط متشابكـة تعـرف بالشبكـة الكروماتينيـة chromatin network هذا الشكـــل من النيوكليوبلازم يظهر كشبكة أو كروموسومات واضحة تعتمد على طور الإنقسام التى تمر به الخلية. المادّة الغير تركيبية للنيوكليوبلازم تظهر كمادّة محببة تشابه المادّة الأساسية للسيتوبلازم ولكنها أقل تركيزاً. هذه المـادّة عامة يشار إليهـا بسائل النواة nuclear sap.

معلوماتنا على التركيب الكيمائى للنيوكليوبـلازم محـدودة، هذا سببـه أولاً صعوبة فصل النيوكليوبلازم من محتوياته. كميات عالية من الدهون والدهـون الفسفورية وخاصة البروتينات وجدت فى النيوكليوبلازم. براخت Brachet(11) وجـد عدّة أنزيمـات مثـل ريبونيوكليـز ribonuclease ودايببتيديــز dipeptidase والفسفوتيـز phosphatase فى النـواة ويمكـــن أن تكـــون محتويـــات خاصة بالنيوكليوبلازم.

النـــويـــة Nucleolus : فى النواة الغير منقسمة توجد نوية واحدة أو إثنتيـن عدد النويات يعتمد على نوع النبات المدروس (مثلاً نواة خلية البصل عامة تحتوى على أربعة نويات). فى الوقت الحاضر يعتقد أن النوية تتكون خلال طور التلوفيز

شكل 1-12 : صورة ضوئية للميكروسبورسايت للذرة فى منتصف طور البروفيز لأول الانقسام المباشر، يوضح النوية فى اتحاد مباشر مع جسم الكروموسوم 6 المكون للنوية المصبوغ. الكروموسومين متقاطعين بالطول ومكونين نجماً يفصلهما عن الكروموسوم المكون لجسم النوية خيط رفيع هافت الصبغة.
(After B. McClintock. 1934. Z. Zellforsch. Mikroskop. Anat. 21:294.)

Telophase من الانقسام المباشر للخلية نتيجة لنشاط أجزاء خاصة على كروموسومات معينة. هذه الكروموسومات أحياناً يشار إليها بالكروموسومات النووية (شكل 1-12).

التحليل الكيمائى للنوية بين أنها تتكون أولاً من RNA وبروتين، مع أن النوية تستطيع أن تكون بعض RNA معظم RNA النووى مصدره الكروموسومات(10). تكوين البروتين يحدث فى النوية وهى المصدر الرئيسى للبروتين النووى (7،8). من الملاحظ أن تكوين البروتين النووى يتجه دائماً نحو إنشاء الريبوسومات(10)، لم يلاحظ وجود غشاء للنوية.

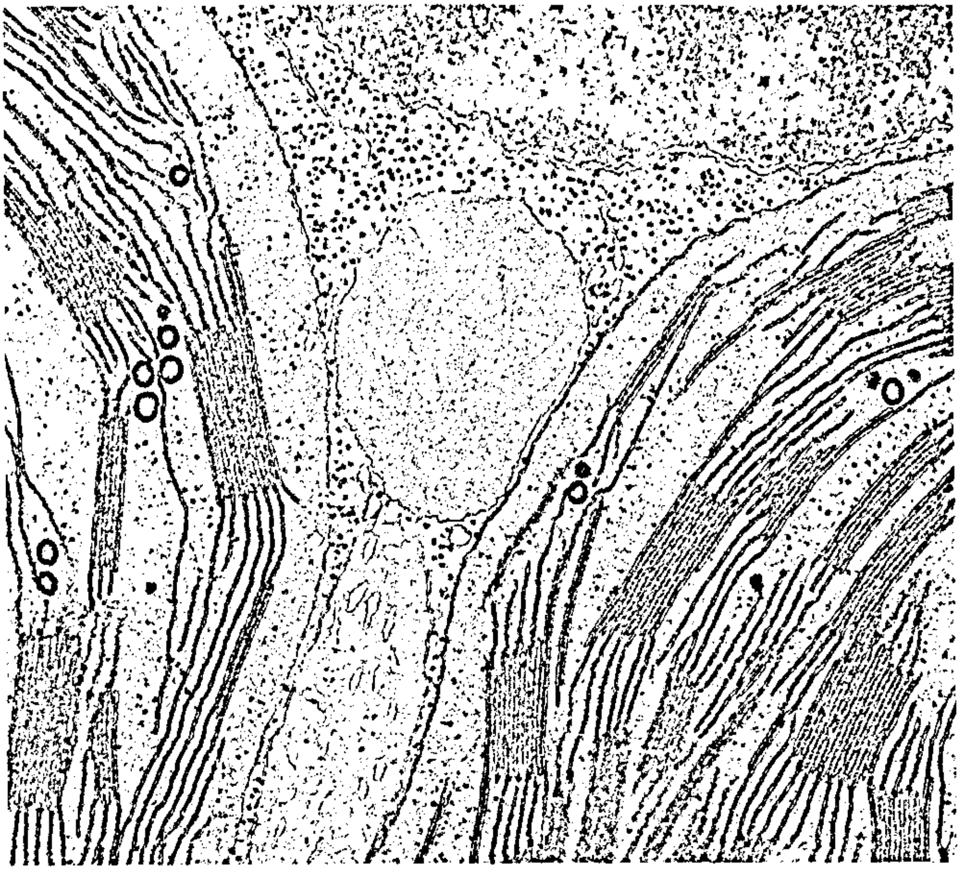
جلايكسيسومز والبيركسيسومز والسفيروسومز

Glyoxysomes peroxisomes and spherosomes

جلايكسيسومز والبيركسيسومز والسفيروسومز محتويات سيتوبلازمية صغيرة ومركزه تعرف بالأجسام الدقيقة microbodies. محاطة بغشاء واحد ولاتشبه البلاستيدات الخضراء أو الميتاكندرية لاتحتوى على غشاء داخلى. جلايكسيسومز توجد فى أنسجة مثل البذور حيث فيها الدهن يتحول إلى كربوايدراتات، عملية تحفز بدائرة جلايكسليت glyoxilate cycle، الانزيمات الخاصة بدائرة الجلايكسيليت هى أيسوستريت ليز isocitrate lyase وماليت سنتيتيز malate synthetase والأكنتير aconitase وستريت سنتيتيز synthetase citrate والجلايكوليت أكسيديز glycolate oxidase والماليت ديهيدروجنيز malate dehydrogenase والكاتليز catalase كلها وجدت فى الجلايكسيسومز (15).

والبيروكسيسومز تشبه كثيراً فى مظهرها الجلايكسيسومز، وكل منها تحتوى على عدد محدد مساوى من الانزيمات. يمكن أن تكون وظيفة البيركسيسومز فى التفاعلات الحيوية للجلاكيوليت الذى ينتج فى البلاستيدات الخضراء خلال التمثيل الضوئى. الدلائل الموجودة تقترح أن البركسيسومز لها علاقة بالتنفس الضوئى photorespiration، عملية توجد فى بعض وليس كل النباتات، هذا الاقتراح أكدته ملاحظات أن عندما يلاحظ التنفس الضوئى توجد البيركسيسومز. صورة من الميكروسكوب الالكترونى توضح البيركسيسومز موضحة فى شكل 1-13.

السفيروسومز أجزاء صغيرة تحتوى على الهيدرليز موجودة فى سيتوبلازم الخلية. زيادة على إنزيم الهيدرليز السفيروسومز تحتوى على البروتييز protease وريبونيوكليز ribonuclease وفوسفتيز phosphatase وإستريز esterase. المهمة الأولية للسفيروسومز فى الخلية يمكن أن تكون تخزين ونقل الدهون، السفيرسومز لخلايا النبات تشبه بشكل ما الليسوسومات lysosomes للخلية الحيوانية. مع أنهما تحتويان على عدد مشابه من الإنزيمات محتواهم الكلى من

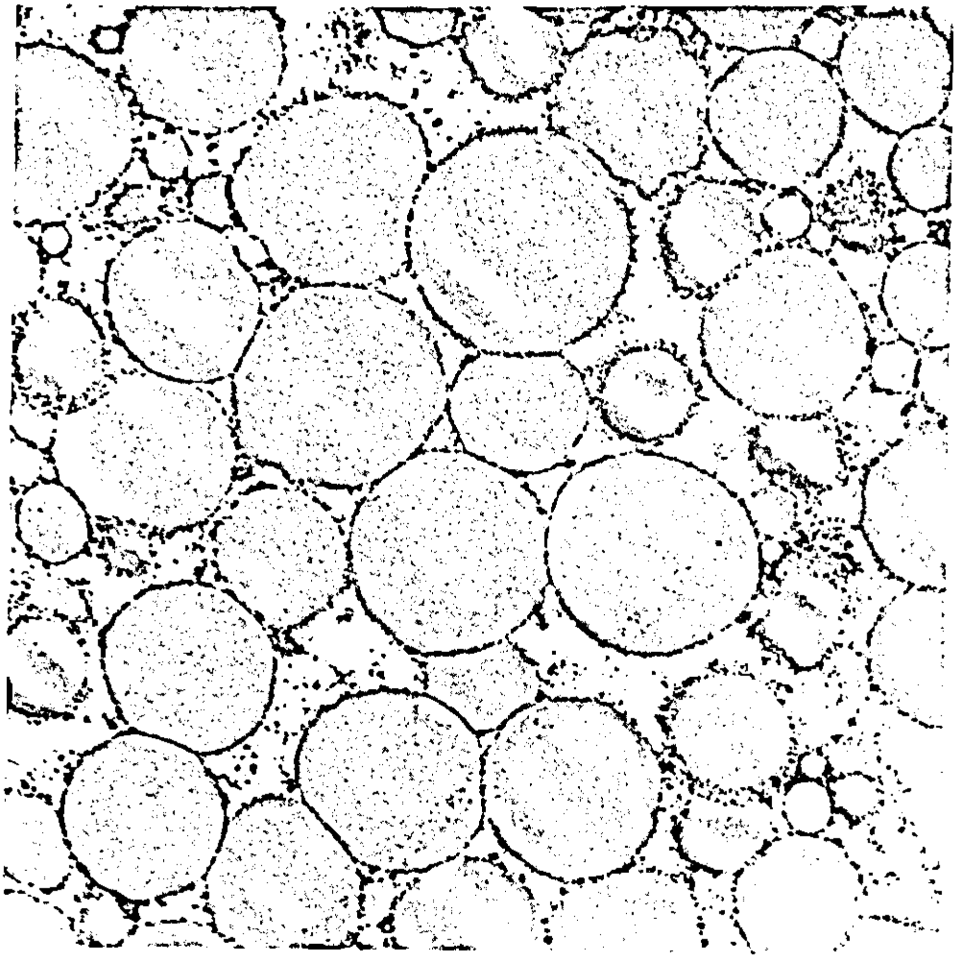


شكل 13-1 : صورة من الميكروسكوب الإلكترونى للبيروكسيسوم (المنتصف السفلى) فى ورقة التمثى Phleum pratense (timothy) . البيركسيسومات تظهر كتركيبات تقريباً دائرية ملتصقة للبلاستيدات الخضراء.
(Courtesy of S. E. Frederick and E. H. Newcomb, University of Wisconsin.)

الأنزيمات مختلف، هذين الجسمين مختلفان تماماً. صورة بالميكروسوب الالكترونى للسفيرسومز المفصولة من الفول السودانى موضحة فى شكل 14-1.

مادّة السيتوبلازم Cytoplasmic ground substance

هذه المادّة هى النسيج الذى يحيط بالمحتويات المكونة (الميتاكندرية والبلاستيدات والنواة... الخ) للسيتوبلازم. مع أن هذه المادّة غير تركيبية فإنها مهمة فى النشاط الفسيولوجى للخلية. مثلاً الانزيمات الضرورية لتكسير



شكل 14-1 : صورة من الميكروسكوب الإلكتروني للسفيروسومز المفصول من الفول السوداني.
(After L. Y. Yatsu and T. J. Jacks. 1972. Plant Physiol. 49:937-943.)

الكربوهيدراتات إلى البيروفيت pyruvate (الجليكولسز) كذلك انزيمات الهكسوز مونوفسفيت البديل hexose monophosphate shunt موجودة في هذه المادّة، أخيراً مادّة السيتوبلازم اعتبرت مكان مهم لتكوين الأحماض الدهنية.

لا ننسى كذلك التركيبات المذكورة (محتويات السيتوبلازم) تسبح فى مادّة السيتوبلازم وتعتمد على بعض نواتج تفاعلاتها الحيوية لنشاطاتها الفسيولوجية.

REFERENCES

1. Albersheim, P. 1958. Recent developments in the chemistry of cell walls. *Plant Physiol.* 33 (Suppl.): XIVi–XIVii.
2. Albersheim. P. 1965. The substructure of the cell wall. In J. Bonner and J. E. Varner, eds., *Plant biochemistry*. New York: Academic Press.
3. Barton, A., and G. Causey. 1958. Electron microscopic study of the superior cervical ganglion. *J. Anat.* 92:399.
4. Bauer, W. D.., K. W. Talmadge, K. Keegstra, and P. Albersheim. 1973. The structure of plant cell walls. II. The hemicellulose of the walls of suspension-cultured sycamore cells. *Plant Physiol.* 51:174.
5. Beer, M., and G. Setterfield. 1958. Fine structure in thickened primary walls of collenchyma cells of celery petioles. *Am. J. Botany* 45:571.
6. Ben Geren, B., and F. Schmidt. 1954. The structure of the Schwann cell and its relation to the axon in certain invertebrate fibers. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 40:863.
7. Birnstiel, M., M. Chipchase, and J. Bonner. 1961. Incorporation of leucine-H^3 into subnuclear components of isolated pea nuclei. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 6:161.
8. Birnstiel, M., and B. Hyde. 1963. Protein synthesis by isolated pea nuclei. *J. Cell. Biol.* 18:41.
9. Bishop, C., S. Bayley, and G. Setterfield. 1958. Chemical constitution of the primary cell walls of *Avena* coleoptiles. *Plant Physiol.* 33:283.
10. Bonner, J. 1965. The nucleus. In J. Bonner and J. E. Varner, eds., *Plant biochemistry*. New York: Academic Press.
11. Brachet, J. 1957. *Biochemical cytology*. New York: Academic Press.
12. Breidenbach, R. W., P. Castelfranco, and R. S. Criddle. 1967. Biogenesis of mitichondria in germinating peanut cotyledons. II. Changes in cytochromes and mitochondrial DNA. *Plant Physiol.* 42:1035.
13. Dempsey, E. 1956. Variations in the structure of mitochondria. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 2 (Suppl.):305.
14. Gibor, A., and S. Granick. 1964. Plastids and mitochondria. *Science* 145:890.
15. Goodwin, T. W., and E. I. Mercer. 1973. *Introduction to plant biochemistry.* New York: Pergamon Press.
16. Green, D. 1959. Electron transport and oxidation phosphorylation. *Adv. Enzymol.* 21:73.
17. Green, D. 1959. Mitochondrial structure and function. In T. Hayashi, ed., *Subcellular particles*. New York: Ronald Press.
18. Hodge, A., J. McLean, and F. Mercer. 1956. A possible mechanism for the morphogenesis of lamellar systems in plant cells. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 2:597.
19. Hoffman, H., and G. Grigg. 1958. An electron microscopic study of mito-chondria formation. *Expertl. Cell Res.* 15:118.
20. Jensen, W. 1960. The composition of the developing primary wall in onion root tip cells. II. Cytochemical localization. *Am. J. Botany* 47:287.
21. Kerr, T. 1951. Growth and structure of the primary wall. In F. Skoog, ed., *Plant growth substances*. Madison, Wisconsin: University of Wisconsin Press.
22. Ledbetter, M. C., and K. R. Porter. 1964. Morphology of microtubules of plant cells. *Science* 144:872.
23. Loewy, A., and P. Siekevitz. 1963. *Cell structure and function*. New York: Holt, Rinehart, and Winston.

24. McClintock, B. 1934. The relation of a particular chromosomal element in the development of the nucleoli in *Zea mays. Z. Zellforsch. Mikroskop. Anat.* 21:294.
25. Pollard, C. J., A. Stemler, and D. F. Blaydes. 1966. Ribosomal ribonucleic acids of chloroplastic and mitochondrial preparations. *Plant Physiol.* 41:1323.
26. Porter, K., and R. Machado. 1960. Studies on the endoplasmic reticulum. IV. Its form and distribution during mitosis in cells of onion root tip. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 7:167.
27. Preston, R. 1955. Microscopic structures of plant cell walls. In W. Ruhland, ed., *The encyclopedia of plant physiology* 1:722. Berlin: Springer.
28. Preston, R. 1955. The submicroscopic structure of plant cell walls. In W. Ruhland, ed., *The encyclopedia of plant physiology* 1:731. Berlin: Springer.
29. Preston, R. 1955. Mechanical properties of the cell wall. In W. Ruhland, ed., *The encylopedia of plant physiology* 1:745. Berlin: Springer.
30. Ray, P. 1958. Composition of cell walls of *Avena* coleoptiles. *Plant Physiol.* 33(Suppl.):XIVii.
31. Robertson, J. 1962. The membranes of the living cell. *Sci. Am.* 206(4):64.
32. Scott, F., K. Hamner, E. Baker, and E. Bowler. 1956. Electron microscope studies of cell wall growth in the onion root. *Am. J. Botany* 43:313.
33. Siegel, S. 1962. *The plant cell wall.* New York: Macmillan.
34. Suzama, Y., and W. D. Bonner, Jr. 1966. DNA from plant mitochondria. *Plant Physiol.* 41:383.
35. Wardrop, A. 1958. The organization of the primary wall in differentiating conifer tracheids. *Australian J. Botany* 6:299.
36. Wardrop, A., and D. Bland. 1959. The process of lignification in woody plants. *Proc. 4th Intl. Congr. Biochem.* New York: Pergamon Press.
37. Wareing, P. F., and I. D. J. Phillips. 1970. *The control of growth and differentiation in plants.* New York: Pergamon Press.
38. Watson, M. 1959. Further observations on the nuclear envelope of the animal cell. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 6:147.
39. Whaley, W., J. Kephart, and H. Mollenhauer. 1959. Developmental changes in the Golgi apparatus of maize root cells. *Am. J. Botany* 46:743.
40. Whaley, W., H. Mollenhauer, and J. Kephart. 1959. The endoplasmic reticulum and Golgi structures in maize root cells. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 5:501.
41. Whaley, W., H. Mollenhauer, and J. Leech. 1960. The ultrastructure of the meristematic cell. *Am. J. Botany* 47:401.
42. Wilder, B. M., and P. Albersheim. 1973. The structure of plant cell walls. IV. A structural comparison of the wall hemicellulose of cell suspension cultures of sycamore (*Acer pseudoplatanus*) and red kidney bean (*Phaseolus vulgaris*). *Plant Physiol.* 51:889.
43. Williams, W., R. Preston, and G. Ripley. 1955. A biophysical study of etiolated broad bean internodes. *J. Expertl. Botany* 6:451.
44. Yatsu, L. Y., and T. J. Jacks. 1972. Spherosome membranes. *Plant Physiol.* 49:937.
45. Ziegler, D., A. Linnana, and D. Green. 1958. Studies on the electron transport system. XI. Correlation of the morphology and enzymatic properties of mitochondrial and sub-mitochondrial particles. *Biochem. Biophys. Acta* 28:524.

الفصل الثاني

خواص منظومات المحاليل، المعلقات، وأشباه الغرويات

Properties of solutions, suspensions and colloidal systemns

مـقـدمـة Introduction

لكى نفهم ببعض العمق العمليات الفسيولوجية المختلفة، والتى ستناقش فى الأجزاء اللاحقة، يجب علينا أولاً اكتساب خبرة يمكن استخدامها فى منظومات المحاليل، المعلقات وأشباه الغرويات. كل دارس للخلية الحية وأجزاؤها يقتنع بأن الحياة توجد فى الماء وأنها تعتمد على الماء. لذلك، عند مناقشة كيمياء المنظومات الحية، يجب علينا أن نضمّن المنهج تحليل للحالات الكيميائية والفيزيائية للماء فى الخلية. حقاً، العمليات الفسيولوجية تعمل فقط فى المعلقات أو المحاليل المائية المخففة، وأن التفاعلات ذات العلاقة بناء عليه تنظمها القوانين الكيميائية والفيزيائية التى تحكم المحاليل والمعلقات المخففة.

طبيعة المحاليل The nature of solutions

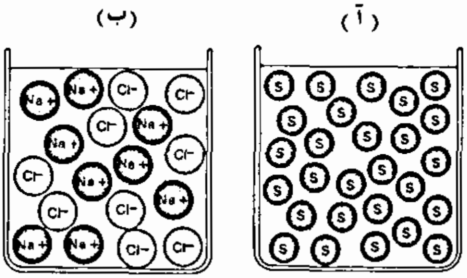
عند تحريك ملعقة مملوءة بالسكروز (سكر المائدة الشائع)، فى كأس به ماء يختفى السكر ويتحول الماء إلى محلول سكرى شفاف. السكر إذاً ذاب فى الماء. فى المنظومة المذكورة هنا بالإمكان تمييز مُكونين مُذاب (السكروز) ومُذيب (الماء). فى هذا المحلول وفى أى محلول آخر جزيئات المذاب منتشرة بالتساوى بين جزئيات المذيب وينتج عن ذلك خليط متجانس من جزيئات المذاب والمذيب. بالرغم من أن جزيئات المذاب والمذيب هى فى حركة دائمة، حركة هذه الجزيئات عشوائية. وهكذا إذاً يوجد خليط متجانس فى أى جزء من المحلول. المذاب لايترسب مهما كان طول مدّة حفظ المحلول، ولكنه يبقى منتشراً فيه بالتساوى.

عند إضافة مقدار صغير من مذاب إلى مذيب يتكون محلول مخفف. بإضافة المزيد من المذاب بإمكاننا تكوين محلول أكثر تركيزاً. عند درجة الحرارة المعطاة والضغط المعطى مقدار معين فقط من المذاب يمكن أن يكون محلولاً مع المقدار المعطى من المذيب. عند وجود هذا المقدار من المذاب يصبح المحلول متشبعاً.

الآن لنفترض خلط مقدار صغير من مادّة أيونية مثل كلوريد الصوديوم (ملح الطعام الشائع)، فى الماء. بالرغم من تكون محلول فإنه يتكون بطريقة مختلفة قليلاً عن محلول السكروز والماء. السكروز مادّة غير متيأنة ويبقى متماسكاً فى الماء. من الناحية الأخرى كلوريد الصوديوم (NaCl) مادّة متيأنة يتم تيأنه عند وضعه فى الماء، هذا يعنى، أن جزيء كلوريد الصوديوم، يتجزأ ليكون أيونات الصوديوم والكلوريد. هذه الأيونات موزعة بالتساوى بين جزيئات الماء مكونة خليطاً متجانساً ثابتاً،محلول حقيقي،(شكل 2-1).

أنواع المحاليل Types of solutions

عندما يفكر المرء العادى أو حتى العالم فى محلول ما هو عادة مايفكر فى مادّة صلبة مذابة فى الماء. هذا التفكير مقبول حيث أن الماء يستعمل كمذيب فى حالات لاتحصى. إلّا أن استعمال الماء كمذيب له حدوده كما يشهد بذلك كل من حاول استعمال الماء لتنحية بقعة دهنية. إذا استعمل رباعى كلوريد الكربون carbon tetrachloride أو الأسيتون كان بالامكان تنحية بقعة الدهون بسهولة؛ حيثما كان الشأن يخص الشحوم والزيوت توجد مذيبات أكثر كفاءة من الماء.



سكروز، مادّة غير متيأنة فى المحلول

كلوريد الصوديوم، مادة متيأنة فى المحلول

شكل 2-1 : توزيع الجزيئات والأيونات بالتساوى فى المحلول.

إلى حدّ الآن ذكرنا فقط السوائل كمذيبات. ربما نفاجأ عندما نعلم أن المادّة في أي حالة من الحالات الممكنة الثلاث سائلة، صلبة، أو غازية ربما تكون مذيباً لأي مادّة سائلة، صلبة، أو غازية. نظرياً إذاً، هناك تسع محاليل مختلفة: صلب في سائل، في صلب وفي غاز، سائل في غاز، في صلب، وفي غاز، غاز في سائل، في صلب وفي غاز. دعنا نفحص بعض الأمثلة.

محاليل الغازات المذابة في السوائل Solutions of gases in liquids

تأثير درجة الحرارة: يزداد ذوبان المادّة الصلبة في المحلول بإزدياد درجة الحرارة. فالإمكان تذويب كميات أكبر من المذاب وذلك برفع درجة حرارة المُذيب. العكس بالضبط ينطبق على العلاقة بين ذوبان الغاز في السوائل ودرجة الحرارة. ذوبان الغازات في السوائل ينقص مع كل زيادة في درجة الحرارة. على سبيل المثال عند ضغط 760 مم 0.04889 لتر من الأكسجين تذوب في لتر واحد من الماء عند درجة حرارة 0°م، 0.03891 لتر عند 10°م، 0,03102 لتر عند 20°م، 0.02608 لتر عند 30°م و 0.01761 لتر عند 80°م. الغليان، بحق هو ممارسة مختبرية شائعة لتنحية الغازات من السوائل.

تأثير الضغط Effect of pressure: باستثناء الغازات شديدة الذوبان، ذوبان الغازات في السوائل يزداد بازدياد الضغط. هذه الخاصية للغازات هي أساس قانون هينري Henery's law الذي ينص على أن «كتلة الغاز شحيح الذوبان التي تذوب في كتلة محددة من سائل، عند درجة الحرارة المعطاة قريبة جدّاً من التناسب المباشر مع الضغط الجزئي لذلك الغاز» قانو هينري غير صحيح بالنسبة للغازات التي تتفاعل كيميائياً مع المذيب (الغازات شديدة الذوبان مثلاً) قانون هينرى يعني أنه إذا أذيب جرام واحد من الغاز في لتر واحد من الماء عند 1 ضغط جوى (760 مم زئبق)، عندئذ 5 جرامات من ذلك الغاز ستذوب في لتر واحد من الماء عند 5 ضغط جوى (3800 مم زئبق).

تطبيق عملي لقانون هينرى ربما يوجد في صناعة المشروبات الغازية. إذابة

ثانى أكسيد الكربون فى المشروب تتم تحت ضغط 5 جوى ثم تقفل القوارير. عند تنحية الغطاء ينخفض الضغط فوق المحلول إلى 1 ضغط جوى ويتصاعد الغاز على شكل فقاعات من المحلول الذى هو الآن فوق المشبع. انطلاق فقاعات الغاز من المحلول يعرف بالفوران effervescence.

طبيعة الغاز والمذيب Nature of the gas and solvent : شدّة ذوبان بعض الغازات فى الماء تجعلهم يُسْتَثْنُون من قانون هنري. سبب ذوبانهم الشديد هو تفاعل الغاز مع الماء.

هذا يمكن برهنته بسهولة فى بعض الحالات نتيجة للتصاعد الكبير للطاقة على هيئة حرارة. الأمونيا (NH_3) وثانى أكسيد الكبريت (SO_2) هما مثالان للغازات شديدة الذوبان. لنرى الآن مايحدث عندما تدخل الغازات فى تفاعل مع الماء.

$$NH_4OH \rightleftharpoons H_2O + NH_3$$
$$H_2SO_4 \rightleftharpoons H_2O + SO_2$$

فى حالة الأمونيا والماء الناتج المتكون هو هيدروكسيد الأمونيا (NH_4OH). وفى حالة ثانى أكسيد الكبريت والماء الناتج المتكون هو حامض الكبرتيك (H_2SO_4). حيث أن الكثير من الماء يتلاشى نتيجة للتفاعل الكيميائى فى كل حالة، من السهل أن نرى لماذا لا يطبق قانون هينرى على الغازات شديدة الذوبان. فى حالة الماء والأمونيا مايقرب من نصف الماء يدخل فى التفاعل والباقى هو فى الحقيقة محلول مركز لهدروكسيل الأمونيا.

محاليل السوائل المذابة فى السوائل Solutions of liquids in liquids

فى المختبر يواجه المرء مئات من السوائل المختلطة والنقية. الماء، الكحول، البنزين، الجليسرين، الأسيتون والكلوروفورم هى سوائل نقية شائعة والجازولين والكيروسين هما سائلان مختلطان. بعض هذه السوائل تختلط مع

الماء بكل النسب؛ هذا يعنى أنهم يمتزجون miscible كلياً مع الماء. الكحول، الجليسرين والكثير من الأحماض مثل حامض التريك (HNO_3)، الكبريتيك (H_2SO_4) والفسفوريك (H_3PO_4) هم أمثلة جيدة للسوائل الممتزجة. الجازولين والكيروسين هما أمثلة جيدة للسوائل التى لاتمتزج مع الماء بأى نسبة immiscible. اصطلاح المذاب، والمذيب غير معرّفة بالتدقيق فى محاليل السوائل المذابة فى السوائل والتى فيها يمتزج المكونان الأثنان كلية. عموماً المكون الموجود بكميات أكبر يسمى المذيب.

أحياناً السائلان يذوبان فى بعضهما جزئياً فقط. إذا وضع سائلان يمتزجان جزئياً معاً فى نفس الوعاء، ثم رُجَّا بشدّة وتُركَا بعد ذلك لكى يستقرا تتكون طبقتان متميزتان. كل طبقة هى عبارة عن محلول لاحد السائلين مذاب فى الآخر. فى حالة الايثير والماء، الطبقة العليا هى محلول مخفف للماء فى الايثير والطبقة السفلى هى محلول مخفف للإيثير فى الماء.

المحاليل متناهية التشبع Supersaturated solution

إذا أضيف مزيد من المذاب إلى محلول مشبع سيستقر المذاب فى قاع الوعاء بدون ذوبان. إلّا أنه إذا حُضِّر محلول مشبع (بدون وجود مذاب إضافى غير مذاب) عند درجة حرارة مرتفعة ثم ترك ليبرد المذاب الزائد يبقى فى المحلول بدلاً من أن يترسب على هيئة بلورات. هذا المحلول فى الحقيقة يحمل مُذاباً أكثر مما يمكن أن يحمله عند درجة حرارة أدنى ويعرف بالمحلول متناهى التشبع supersaturated solution. إذا أضيف جزء صغير من المذاب إلى محلول متناهى التشبع أو إذا رُجّ هذا المحلول يترسب المذاب الزائد على هيئة بلورات ويبقى بعد ذلك محلول ذو تشبع عادى.

تركيز المحاليل Concentration of solutions

الوزن الجزئى الجرامى لمادّة ما gram molecular weight هو وزن تلك المادّة مقدراً بجرامات مساوية فى عددها لوحدات الوزن الذرى للمادّة المعنية.

على سبيل المثال الوزن الذرى للجليكوز 180.16 والوزن الجرامى الجزيىء

للجليكـوز هو 180.16 جرام. الـوزن الجزيـىء الجرامـى لأى مادّة يحتـوى علـــى 6.02×10^{23} جزىء من تلك المـادّة، هذا الرقـــم يعـــرف باسم رقـــم أفوجـــادرو Avogadro's number وهو ذو فائدة للعلماء، كما سنرى عند شرح تركيز المحاليل.

محاليل مذيباتها متغيرة الأحجام (محاليل مولارية) Molar Solutions

إذا أضيف مايكفى من الماء للوزن الجرامى الجزىء لمادّة قابلـة للذوبان فى الماء بحيث يكون حجم المحلول الناتج لتر فإن المحلول المتكون هو محلـول (م) مولارى Molar (M) solution من تلك المـادّة. علـى سبيـل المثـــال إذا أذيب 180.16 جرام من الجليكوز فى ماء يكفى لتكوين لتر واحـد من هذا المحلـول فإن الناتج هو محلول تركيزه مولار واحد. إذا أذيب ضعف هذه الجرامات من الجليكوز فى الماء بحيث يكون حجم المحلول الناتج لتر سيكـون عندنا محلـول تركيـزه مولاران. محلول جليكوز تركيزه مولار واحد يحتوى على عدد أفوجادرو من جزيئات الجليكوز ومحلول تركيزه مولاران يحتوى على ضعف ذلك العدد.

يحتوى محلول من السكـروز تركيـزه مولار واحـد علـى 342.3 جرامـاً من السكروز مذابة فى لتر واحد من هذا المحلول. محلول سكروز تركيزه مولار واحد مثل محلول جليكوز تركيزه مولار واحد يحتوى على عدد أفوجادرو من جزيئات المذاب. بتعبير آخر الأحجام المتساوية للمحاليل المختلفة المتساوية فى المولارتى تحتوى على نفس العدد من جزيئات المذاب وأعداد مختلفة من جزيئات المذيب. تخفيف محلول تركيزه مولار واحد يمكن أن يتم بسهولـة كبيرة. على سبيل المثال إذا كان المطلوب هو محلول تركيزه 0.5 مولار علـى المرء أن يضيف حجماً من الماء إلى حجـم مساو من محلـول تركيـزه مولار واحد. إذا كان المطلوب محلول تركيزه عُشر مولار فإن العملية هى أن يخفف الحجم المعطى من محلول تركيزه مولار واحد بتسع أحجام مماثلة من الماء.

محاليل مذيباتها ثابتة الأحجام (محاليل مولالية) Molal Solutions

فى بعض الأحيان ربما من الأنسب أن نحافظ على عدد جزيئات المـذيب

ثابتة بدلاً من عدد جزيئات المذاب. إذا كان هذا هو الحال فنحن إذا نتعامل مع محاليل مولالية. المحلول المولالى يحتوى على الوزن الجزىء الجرامى لمادّة ما مذاب فى لتر واحد من الماء. حيث أن مازاد من الحجم عن لتر يختلف باختلاف نوع المذاب لايمكننا القول أن الأحجام المتساوية من المحاليل المولالية تحتوى على نفس العدد من جزيئات المذيب. غير أنه بإمكاننا القول أن المحاليل المولالية المتساوية التركيز تحتوى على نفس الكسور المولالية molal fractions للمذاب والمذيب.

المحاليل المئوية Percent solutions

إذا أضيف 5 جرامات من كلوريد الصوديوم إلى 95 جراماً من الماء يكون الناتج محلول كلوريد الصوديوم 5% فى هذه المنظومة التركيز معبر عنه بالنسبة المئوية لأوزان مكونات المحلول بالرغم من أن المحاليل المئوية يتردد استعمالها كثيراً فى المختبرات، هى عادة غير ملاءمة لعمل دقيق.

الأحماض، القواعد، الأملاح Acids, Bases, Salts

الأحماض والمحاليل القاعدية هى بدون جدال خواص حيوية للمنظومة الحية. أنواع كثيرة لمواد مختلفة يمكن اعتبارها إما أحماض أو قواعد نتجت خلال التاريخ الطويل لتفاعلات الخلية. الأحماض الأمينية، الأحماض الدهنية، والمركبات المرحلية *intermediates* لحلقة كريبس هى أمثلة جيدة للأحماض الموجودة فى المنظومة الحية. البُيورينات Purines والبيُوروميدينات Purimidines، هى قواعد عضوية شائعة فى الخلية، تلعب أدواراً مهمة فى تكوين الأحماض النووية.

الأحماض والقواعد فى المحاليل يمكن تمييزها بطرق عدّة. الأحماض لها طعم قارص. الليمون قارص لكثرة مايحتويه من حامض الليمون citric acid، واللبن يصير قارصاً بسبب ماينتجه من حامض اللبن lactic acid بفعل البكتيريا. بعض الصبغات الطبيعية يتغير لونها من أزرق إلى أحمر عند مُعاملتها بحامض،

والمعادن مثل الخارصين Zinc تحرر الهيدروجين عند وضعها فى حامض. فى النهاية الحوامض بإمكانها معادلة القواعد ويكون الناتج ملح وماء.

القواعد لها طعم مرّ وبإمكانها أيضـاً تغيير ألوان صبغات طبيعية معينة. القواعد فى المحاليل ملمسها صابونى والقواعد بإمكانها معادلة الأحماض وينتج عن ذلك ملح وماء.

إلّا أن هذه الملاح المميزة لا تخبرنا أى شيء عن كيمياء الحوامص والقواعد. السؤال الذى مازال يبحث عن حل هو ماهى الحوامض وماهى القواعد؟

طبيعة الأحماض، القواعد، والأملاح Nature of acids, bases, and salts

الحامض هو أى جزىء أو أيون بإمكانه أن يعطى بروتون (H^+) لأى جزىء آخر أو أيون. إذا أذيب حامض فى ماء يتفاعل الحامض مع الماء ويحدث التأين ionization. التأين يمكن تعريفه كتفاعل بين المذاب والمذيب ينتج عنه تكوين الأيونات.

$$A^- + H^+ \rightleftharpoons HA$$

فى هذه المعادلة الحامض (HA) يتأين ليكون أيونات موجبة (H^+) وأيونات سالبة (A^-). الايونات هى ذرات أو مجاميع من الذرات مشحونة كهربائياً. الأيونات التـى تحمل شحنة موجبة تسمى كاتا أيونات cations والأيونات التى تحمل شحنة سالبة تسمى أنايونات anions.فى محلول مائى تهاجر الكاتايونات إلى الالكترود electrode السالب (cathode) وتهاجـر الأنايونات إلـى الالكتـرود المـوجب (anode). أيـــون الهيدروجين (H^+) يسمى بروتـون. عنـد الاشارة إلـى الأحمـاض والقواعـد اصطـلاح التفكك dissociation يستعمل عموماً فى محل التأين.

القاعدة هى أى جزىء أو أيون يقبل بروتون إذا أذيبت قاعدة فى ماء، يحدث التأين

$$BOH \rightleftharpoons B^+ + OH^-$$

فى هذه المعادلة القاعدة (BOH) تتأين لتكون أيونات موجبة (B^+) وأيونات سالبة (OH^-).

المواد الموصلة والغير موصلة للكهرباء في الماء Electrolytes and nonelectrolytes :
المواد الموصلة للكهرباء في الماء electrolytes هى مواد بإمكانها توصيل التيار الكهربائى عندما تكون ذائبة فى الماء. مرور تيار كهربائى خلال محلول مائى لمادّة موصلة للكهرباء في الماء ينتج عنه تحلل هذه المادّة. هذه العملية تسمى التحلل الكهربائى electrolysis على سبيل المثال إذا سمح لتيار كهربائى أن يمر خلال محلول مائى لحامض الهيدروكلوريك، يتصاعد غاز الهيدروجين عند الكاتود وغاز الكلورين عند الأتود. الأحماض القواعد والأملاح هى مواد موصلة للكهرباء فى الماء. قدرة هذه المواد على توصيل الكهرباء ناتجة عن حقيقة تكوينها لأيونات مشحونة كهربائياً عند إذابتها فى الماء.السكريات والكحولات لاتتأين عند إذابتها فى الماء وبذلك تسمى مواد غير موصلة للكهرباء فى الماء nonelectrolytes.

قوة الحوامض أو القواعد Strength of acids or bases : درجة السهولة التى يمكن لحامض أن ينتج بها بروتون هى قياس لقوته. الأحماض القوية تنتج بروتونات بسهولة تامة. بينما الأحماض الضعيفة تنتج البروتونات بتردد. القواعد القوية هى مركبات تتقبل البروتونات بسهولة تامة بينما القواعد الضعيفة لها قابلية ضعيفة جدّاً للبروتونات. يحدث تأين تام تقريباً عندما يذاب حامض قوى أو قاعدة قوية فى الماء. من الناحية الأخرى يحدث تأين بسيط عندما يذاب حامض ضعيف أو قاعدة ضعيفة فى الماء. قائمة بحوامض وقواعد مختلفة القوة معطاة فى جدول 1-2.

المركبات الحامضية القاعدية Amphoteric compounds : الماء بإمكانه أن يكون له مفعول الحامض الضعيف أو القاعدة الضعيفة، هذا يعنى أن الماء بإمكانه أن يعطي أو أن يقبل بروتونات. الأحماض الأمينية، مركبات جزيء البروتين، هى أيضاً أمثلة جيدة لمركبات بإمكانها أن تتصرف كأحماض ضعيفة أو كقواعد ضعيفة. المركبات التى بإمكانها التصرف كحامض أو كقاعدة يقال عنها مركبات حامضية قاعدية amphoteric. مثال لتصرف الماء كقاعدة فى وجود HCl وكحامض فى وجود NH_3 مبين فيمايلى :

الماء كقاعدة:

$$Cl^- + H_3O^+ \rightleftharpoons HCl + H_2O$$

الماء كحامض:

$$OH^- + NH^+_4 \rightleftharpoons NH_3 + H_2O$$

جدول 1-2 : قوة بعض الحوامض والقواعد الشائعة

الحامض	الصيغة	الأيونات	القـــوة
هيدروكلوريك	HCL	$H^+ + CL^-$	قوى
كبريتيك	H_2SO_4	$H^+ + HSO_4^-$	قوى
نيتريك	HNO_3	$H^+ + NO_3^-$	قوى
أستيك (خل)	CH_3COOH	$H^+ + CH_3COO^-$	قوى
سلفورس	H_2SO_3	$H^+ + HSO_3$	ضعيف
القاعدة	**الصيغة**	**الأيونات**	**القـــوة**
هيدروكسيد الصوديوم	NaOH	$Na^+ + OH^-$	قوى
هيدروكسيل البوتاسيوم	KOH	$K^+ + OH^-$	قوى
هيدروكسيل الأمونيا	NH_4OH	$NH^+ + OH^-$	ضعيف

الماء فى وجود حامض قوى مثل HCl ينصرف كقاعدة ويقبل بروتون ليكون أيون هيدرونيم hydronium ion (H_3O^+)، بينما الماء فى وجود الأمونيا، قاعـدة، يتصرف كحامض ويعطى بروتون.

التحييـــد Neutralization : إذا خلط مقداران متكافئان من محلولى HCl و NaOH تُفقَد الخواص الحامضية والقاعدية ويقال أن التحييد neutralization قد حدث. فقدان الخواص الحامضية والقاعدية يحدث بسبب تفاعل أيونات الهيدروجيـن الحرة، التى تعطـى المحلـول خاصيتـه الحامضيـة، مع أيونـات الهيدروكسيـل الحرّة، والتى تعطى المحلول خاصيته القاعدية، لكى تكون المـاء. الصوديـوم والكلوريد المتحرران لايدخلان فى التفاعل.

$$Na^+ + Cl^- + H_2O \rightleftharpoons OH^- + Na^+ + Cl^- + H^+$$

إذا بُخِّر ماء المحلول الناتج يتبقى بلورات ملح كلوريد الصوديوم. بعبارة أُخرى، الملح يتكون عند مزج محاليل الحوامض والقواعد. على سبيل المثال عند إضافة محلول هيدروكسيد الصوديوم لمحلول حامض الأستيك (الخل) يتكون ملح خلات الصوديوم. بعض التحييدات الحامضية القاعدية معطاة فى جدول 2-2.

المحاليل العيارية Normal solutions : مزج الوزن المكافىء الجرامى لمادّة فى لتر واحد من الماء ينتج عنه محلول عيارى normal solution لتلك المادّة. مزج وزنيين مكافئين جراميين فى محلول حجمه لتر واحد ينتج عنه محلول ع2 (2N solution) وهكذا. قبل أن نبتعد أكثر لنعرّف الوزن المكافىء الجرامى. الوزن المكافىء الجرامى لعنصر ما هو ذلك الوزن من العنصر الذى يتحد مع 1.008 جراماً من الهيدروجين أو مايكافىء ذلك محسوباً بالجرامات. الوزن المكافىء الجرامى لمركب ما هو وزن المركب الذى يتفاعل مع وزن مكافىء واحد لعنصر ما. من الأنسب كثيراً أن نعبر عن تركيز محاليل الأحماض والقواعد باستعمال العيارية normality بدلاً من المولارتى molarity. الوزن المكافىء الجرامى لحامض أو قاعدة هو عدد الجرامات التى تحرر أو تعادل وزن جزىء جرامى واحد 1 mole من أيونات الهيدروجين. إذاً تركيز مولال

جدول 2-2. بعض التحييدات الحامضية–القاعدية وإسم وصيغة الملح المتكون.

التفاعل	اسم الملح	الصيغة
$HCl + NaOH$	كلوريد الصوديوم	$NaCl$
$HCl + KOH$	كلوريد البوتاسيوم	KCl
$H_2SO_4 + 2KOH$	كبريتات البوتاسيوم	K_2SO_4
$2HCl + Ca(OH)_2$	كلوريد الكالسيوم	$CaCl_2$
$CH_3COOH + NaOH$	خلات الصوديوم	CH_3COONa

واحد من محلول HCl هو أيضاً تركيز أحادى العيارية لنفس الحامض. إلّا أنه عندما نعبر عن التركيز بالوحدات العيارية فإن محلول من H_2SO_4 تركيزه مولال واحد هو محلول ثنائى العيارية. هذا يحدث لأن H_2SO_4 قادر على تحرير ضعف الوزن الذرى الجرامى (2 mole) لايون الهيدروجين. محلول NaOH تركيزه مولال واحد هو أيضاً محلول أحادى العيارية حيث أن الوزن الذرى الجرامى لأيون الهيدروكسيل المنطلق فى المحلول بإمكانه معادلة وزن ذرى جرامى لأيون الهيدروجين. من الناحية الأخرى محلول من هيدروكسيد الباريوم $Ba(OH)_2$ يحتوى الوزن الذرى الجرامى (1M) هو محلول ع$_2$ (2N) حيث أنه يوجد فى المحلول ضعف الوزن الذرى الجرامى لأيونات الهيدروكسيل المنطلقة والقادرة على معادلة مولالين من أيون الهيدروجين.

بعد قراءة النقاش أعلاه لا بد للمرء من أن يتبين أنه يلزم 10 مل من محلول HCl أحادى العيارية (1N) لكى يعادل كمية 10مل من محلول NaOH لنفس العيار (1N). ماهى الكمية المطلوبة من محلول من H_2SO_4 أحادى العيارية لمعادلة 10 مل من محلول من NaOH من نفس العيار (1N)؟

تركيز أيون الهيدروجين Hydrogen ion concentration : يمكن إيجاد حامضية أو قاعدية محلول ما بمعرفة تركيز أيون الهيدروجين فى هذا المحلول. للتسهيل يحسب تركيز أيون الهيدروجين بقيمة لوغارتمه السالبة أو قيمة pH:

$$pH = - \text{لوغاريتم } [H^+]$$

اصطلاح pH إذا يمكن أن يعرف باللوغاريتم السالب لتركيز أيون الهيدروجين. فى الحقيقة اصطلاح pH يعبر عن «الهيدروجين الكامن». القيم التى يغطيها مدى تدريج الـpH تبدأ من الصفر وتنتهى بـ14. تركيز أيون الهيدروجين فى لتر من الماء النقى هو 0.0000001 أو 10^{-7}. حيث أن pH تساوى اللوغاريتم السالب لتركيز أيون الهيدروجين إذا:

$$pH = - \text{لوغاريتم } 10^{-7}$$

$$pH = \text{لوغاريتم } \frac{1}{10^{-7}} = 7$$

وهكذا فإن pH الماء النقى هى 7 ويعتبر الماء النقى محايداً. أى قيم لـpH أقل من 7 تدل على محاليل حامضية وأى محاليل أكثر من 7 تدل على محاليل قاعدية. إذا كان لمحلول ما 8pH فهو يحتوى على أيون هيدروجين تركيزه عشر مرات أقل من محلول له 7pH. هذا يعنى أن تركيز أيونه الهيدروجينى هو 0.00000001 أو 10^{-8}. بإمكاننا أن نرى أن قيم الـpH تختلف بعامل مقداره عشرة وأن المحاليل التى لها قيم pH منخفضة قوية الحموضة وأن المحاليل التى لها قيم pH عالية قوية القاعدية. يوضح جدول 2-3 خارطة لقيم الـpH.

جدول 2-3 : خارطة لقيم الـpH

تركيز أيون الهيدروجين بالقياس العياري		قيمة الـpH
1	10^{0}	0
0.1	10^{-1}	1
0.01	10^{-2}	2
0.001	10^{-3}	3
0.0001	10^{-4}	4
0.00001	10^{-5}	5
0.000001	10^{-6}	6
0.0000001	10^{-7}	7
0.00000001	10^{-8}	8
0.000000001	10^{-9}	9
0.0000000001	10^{-10}	10
0.00000000001	10^{-11}	11
0.000000000001	10^{-12}	12
0.0000000000001	10^{-13}	13
0.00000000000001	10^{-14}	14

المحاليل المقاومة للأحماض والقواعد Buffer solutions : أى محلول يحتوى على حامض خفيف وملحه (مثلاً حامض الخل وخلات الصوديوم) أو قاعدة ضعيفة

وملحها سيقاوم التغيرات فى تركيز أيون الهيدروجين عند إضافة مقادير صغيرة من حامض مركز أو قاعدة مركزة إلى هذا المحلول. هذه المحاليل تسمى المحاليل المقاومة للأحماض والقواعد.

دعنا نستعمل زوج هذه المحاليل الشائع، حامض الخل وخلات الصوديوم لشرح مفعولهما . حامض الخل هو حامض ضعيف ولذلك فهو قليل التأيّن فى المحلول. إذا أضفنا مقدار صغير من NaOH فإن أيونات الهيدروكسيل المنطلقة فى المحلول تتعادل مع أيونات الهيدروجين الحرّة فى المحلول المقاوم للأحماض والقواعد. هذا يسبب المزيد من تأين حامض الخل وهكذا يستعاد تركيز أيون الهيدروجين الأصلى. بإضافة المزيد من NaOH يتأين المزيد من حامض الخل حتى يتأين كل حامض الخل فى المحلول. عند هذه النقطة أى إضافات جديدة من NaOH سيسبب ارتفاع مفاجىء فى pH. إذا أضيف مقدار صغير من حامض الهيدروكلوريك إلى محلول حامض الخل وخلات الصوديوم فإن أيونات الهيدروجين المنطلقة تتحد بسرعة مع أيونات الخلات الحرّة لتكون حامض الخل ضعيف التأين ولذلك لايحدث تغير فى تركيز أيون الهيدروجين. علينا أن نتذكر أن خلات الصوديوم توجد فى المحلول على هيئة أيونات خلات صوديوم متحررة. بإضافة المزيد من HCl يتحول المزيد من أيونات الخلات المتحررة إلى حامض الخل حتى يتم تحول كل أيونات الخلات. عندما يحدث هذا إضافة إى مزيد من HCl سيسبب هبوط مفاجىء فى pH.

توجد المحاليل المقاومة للأحماض والقواعد بوفرة فى الخلايا النباتية الحية وتقوم بمهام حيوية للخلية. الانزيمات، العوامل المساعدة العضوية للحياة، تعمل عموماً فى حدود مجالات ضيقة لـpH. أى انحراف مهما كانت قيمته يعرقل أو يوقف عملها؛ المنظومات الحية لاتستطيع تحمل أى زيادات أو انخفاضات حادّة فى تركيز أيون الهيدروجين.

المنظومات شبه الغروية Colloidal systems

إذا وضعت ملعقة مملوءة بتربة طينية عادية فى كوب به ماء ورجّت التربة بشدّة يتكون محلول معتم ذو لون بنى متجانس. إذا سمح لهذا الخليط

بالاستقرار سرعان مايصبح رائقاً، الجزيئات الكبيرة تستقر أولاً ثم تتبعها الجزئيات الصغيرة. إلّا أنه بعد مرور وقت طويل يصبح من الواضح أن هذا الاستقرار لايشمل كل التربة. جسيمات التربة الدقيقة والتي تسمى مايسل micelles تبقى معلقة في الماء. الخليط الثابت الغير متجانس الناتج يسمى مُعلّق غروي colloidal suspension. الجزء العالق يسمى الجزء أو الطور المُتشتَت dispersed phase والوسط الذي يحدث فيه الانتشار يسمى وسط التشتت dispersion medium.

كان أول من اقترح استعمال المصطلح «شبه الغروي» "colloid" هو توماس جراهام Thomas Graham في سنة 1861. هذا المصطلح مشتق من الكلمتان الاغريقيتان وهما kolla والتي تعني «غراء» و eidos والتي تعني «مثل» أو شبه. يظهر أن جراهام استعمل هذا المصطلح لشرح التحضيرات شبه الغروية، مثل محاليل بعض البروتينات والتحضيرات السائلة لأصماغ الخضر مثل الصمغ العربي. على أية حال في وقتنا الحاضر المصطلح «غروي» له استعمالات أكثر شمولاً وهناك الكثير من المعلقات الغروية معروفة اليوم والتي هي بعيدة كل البعد عن أشباه الغرويات.

حتى الآن ناقشنا تشتت مادّة صلبة في أخرى سائلة. إلّا أن المعلقات شبه الغروية لاتقتصر على هذا الصنف. على سبيل المثال الوسط الذي يتم فيه التشتت قد يكون سائلاً، غازاً أو صلباً. الدخان متكون من مادّة صلبة متشتتة في غاز. الحليب والمايونيز أمثلة لسائل متشتت في وسط سائل. الزجاج البركاني مثال لتشتت غاز في مادّة صلبة. في هذا النقاش سيتركز جل اهتمامنا على نوعين عامين من المعلقات شبه الغروية. منظومات شبه غروية لها خاصية السيولة sols، ومايعرف بالهلاميات gels وهي منظومات شبه غروية ليس لها خاصية السيولة.

أحجام أشباه الغرويات Colloidal dimensions

يتراوح حجم الجسيمات ذات الأحجام شبه الغروية فيما بين 1 إلى 200 مليميكرون ($m\mu$). المليميكرون هو جزء من ألف من الميكرون (μ) أو جزء من المليون من المليمتر. على أية حال، بالرغم من صغر هذا الحجم فهو لايضاهي

حجم معظم الجزيئات المتناهى فى الصغر. الجسيمات شبه الغروية صغيرة جدّاً ولذلك لا يمكن رؤيتها بالمجهر الضوئى ولكنها كبيرة بما يكفى بعثرة الضوء. بسبب مقدرتها على بعثرة الضوء يمكن الكشف عن وجود الجسيمات شبه الغروية باستعمال مجهر فائق ultramicroscope . في وقتنا الحاضر يمكن الكشف عن الجسيمات ذات الأبعاد شبه الغروية بسهولة تامة باستعمال المجهر الالكترونى. بامكاننا عموماً أن نقول أن جميع الجسيمات شبه الغروية يقع بين حجم الجسيمات المكونة للمحاليل الحقيقية وحجم الجسيمات الموجودة فى المعلقات الغير ثابتة.

المنظومات شبه الغروية المختلفة Different colloidal systems

يمكن تقسيم أنواع المشتقات شبه الغروية المختلفة فى المحاليل إلى صنفين عامين يسميان المنظومات المتجاذبة lyophilic والمتنافرة lyophobic. فى المنظومة المتجاذبة الجزء المُشتَتْ والوسط السائل الذى يتم فيه التَشتُتْ منجذبان لبعضهما، بينما فى المنظومة المتنافرة فالجزءان فى حالة تنافر. إذا كان الوسط الذى يتم فيه التشتت هو الماء عندئذ تستعمل المصطلحات محبات الماء hydrophilic وكارهات الماء hydrophobic عند إضافة مواد صلبة مثل النشأ، الجيلاتين، أو الأجار إلى الماء الساخن تستهلك كميات كبيرة من الماء لتكوين منظومة غروية محبة للماء لها خاصية السيولة. مثل أشباه الغرويات هذه تتكون بسهولة تامة ولايحتاج الأمر لاستخدام طرق تحضير خاصة. الجسيمات المُتَشَتِّتة لهذه المنظومة تصبح متميأة hydrated؛ جزيئات الماء تتجمع adsorbed على سطح هذه الجسيمات.

بفعل التجاذب تتجمع جزيئات الماء الأقرب إلى سطح الجسيمات بإحكام جيد بينما الجسيمات الأبعد تتجمع بإحكام أقل.

عموماً أشباه الغرويات الكارهة للماء تتكون من مركبات ذات طبيعة غير عضوية وفى معظم الحالات هى أصعب تحضيراً من أشباه الغرويات المحبة للماء. أحياناً تستخدم طرق التكثيف فى تكوين هذا النوع من أشباه الغرويات

هذه الطرق ذات علاقة بتكوين الجسيمات شبه الغروية وذلك بالتأثير على الجسيمات الصغيرة من أجل تكتلها . عموماً يتم هذا بإستخدام تفاعلات كيماوية. على سبيل المثال إذا خُلط محلول مركز من كلوريد الحديديك مع ماء ساخن ينتج عن ذلك معلق شبه غروى من هيدروكسيد الحديديك ذو لون أحمر قاتم. يتأن الـ$FeCl_3$ ويحدث تحلل مائى لأيون الحديديك وينتج عن ذلك هيدروكسيد الحديديك $Fe(OH)_3$. نفس التفاعل يحدث فى الماء البارد غير أن الماء الساخن يزيد كثيراً من سرعة هذا التفاعل. تكتل جزيئات الـ$Fe(OH)_3$ يكون الجسيمات شبه الغروية للطور المُتَشتِت:

$$(Cl^- + H^+)_3 + Fe(OH)_3 \leftarrow 3H_2 + 3Cl + Fe^{3+}$$

يحضّر المُعَلّق شبه الغروي من كبريتيك الزرنيخ بنفس الطريقة تقريباً وذلك بتمرير غاز H_2S فى محلول أكسيد الزرنيخ.

$$3H_2O + As_2S_3 \leftarrow 3H_2S + As_2O_3$$

المستحلبات Emulsions

يمكن تحضير مستحلب غير ثابت وذلك بمزج سائلين غير قابلين للامتزاج مع بعضهما بقوة.قطيرات صغيرة (الطور المُتَشَتَتْ) لأحد السائلين سيَتَشَتَتْ بين كل أجزاء السائل الثانى (وسط التشتت). إلّا أنه نظراً لقابلية هذه القطيرات الصغيرة للتكتل تتكون قطيرات أكبر فأكبر وفى نهاية الأمر طبقتان واضحتان ويعاد بذلك فصل السائلين.

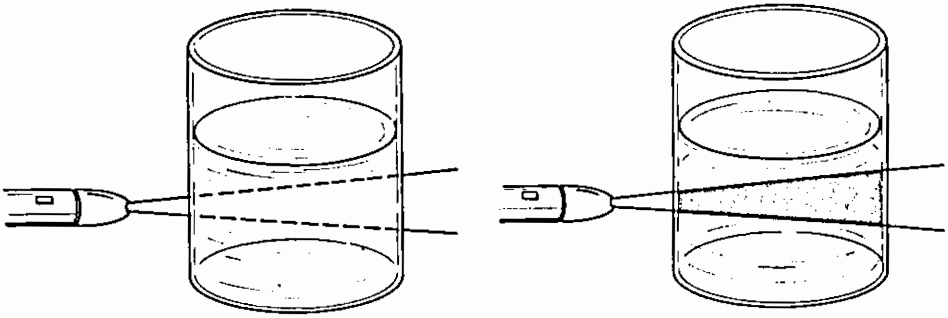
يمكن تثبيت مستحلب ما بإضافة عامل مُسْتَحْلَب عموماً هذه المواد تعمل بأحد طريقتين: (1) بإمكانهم إنقاص التوتر السطحى لهذه السوائل والذى يُنْقِصُ من قابلية اتحاد القطيرات الصغيرة أو (2) بإمكانهم تكوين طبقة واقية أوشريط حول القطيرات بحيث يكون من المستحيل على هذه القطيرات أن تتحد مع بعضها البعض. الحليب، مستحلب شائع جدّاً، يتكوّن من دهن الزبد متشتتاً فى الماء والساسين casein كعامل مُسْتِحْلِبْ.

خواص المعلقات شبه الغروية Properties of Colloidal suspensions

مُؤثّر تايندال Tyndall effect:إذا مُرّرت حزمة ضوئية قوية ضيقة خلال غرفة مظلمة ثم نظر إليها بزوايا قائمة يمكن رؤية الحزمة الضوئية نظراً لتبعثر الضوء في اتجاه المشاهد. تبعثر الضوء هذا راجع إلى وجود جسيمات الغبار، ذات الأبعاد شبه الغروية، سابحة فى الهواء. إذا صُفى الجو من جسيمات الغبار هذه لايمكن لنا بعد ذلك رؤية الحزمة الضوئية. هذه الظاهرة تعرف باسم مؤثر تايندال نسبة إلى مكتشفها الأصلى جون تايندال John Tyndall.

إذا مُررت حزمة ضوئية ضيقة خلال محلول حقيقى لا يمكن مشاهدة ممر هذه الحزمة. من ناحية أخرى إذا مُرِّرَ الضوء خلال مُعلّق شبه غروى لأمكن رؤية الضوء بسهولة. جسيمات الطور المُتَشتِّت كبيرة بدرجة تبعثر الضوء بكيفية ملحوظة، ولكن جسيمات المحاليل الحقيقية صغيرة جدّاً لدرجة لاتمكنها من فعل ذلك. مؤثّر تايندال إذا يمكن استعماله للتفريق بين المعلقات شبه الغروية والمحاليل الحقيقية إلّا أنه يجب أن نلاحظ أننا لا نستطيع فى الواقع رؤية الجسيمات شبه الغروية بإمكاننا فقط الكشف عن وجودهم وذلك لقدرتهم على بعثرة بعض الضوء الساقط عليهم شكل 2-2.

الحركة البراونية Brownian movement : يمكن استخدام مؤثر تايندال وذلك باستعمال مجهر فائق ultramicroscope لدراسة بعض خواص المعلقات شبه الغروية. الأساس ذو العلاقة هنا هو اضاءة مجال مظلم. يمكن إضاءة مجال مظلم باستعمال مجهر والاستفادة من مكثف خاص يوضح حزم الضوء المتحوّلة والتى تصطدم المنصة بزاوية مائلة جدّاً بدرجة لاتمكن الضوء من دخول العدسة الشيئية. نظراً لحقيقة عدم دخول الضوء للعدسة الشيئية أى شريحة زجاجية نظيفة ستظهر مسودّة تماماً. إلّا أنه إذا سمح للحزم الضوئية المتحولة أن تمر خلال مُعلق شبه غروى الجسيمات شبه الغروية الدقيقة ستبعثر بعضاً من الضوء الذى يسقط عليهم. بعض من الضوء المبعثر يدخل العدسة الشيئية، سامحاً



شكل 2-2 : توضيح مؤثّر تايندال.

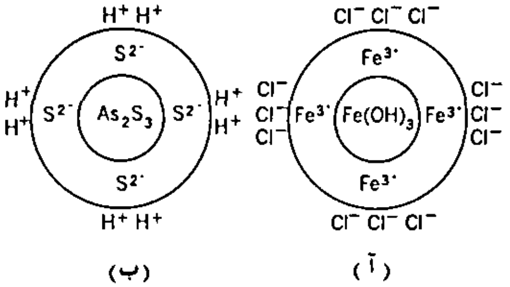
بذلك للكشف عن الجسيمات شبه الغروية وذلك بظهورها كنقاط لامعة من الضوء ضدّ خلفية سوداء. هذه النقاط الضوئية اللامعة يظهر أنها تتحول بطريقة عشوائية غير منتظمة محددة بذلك معالم الجسيمات شبه الغروية فى المعلق. هذه الحركة العشوائية سببها تعرض الجزيئات شبه الغروية لقذق غير متساوى من جزيئات وسط التشتت والجسيمات شبه الغروية صغيرة بما يكفى لتحريكها بواسطة الجزيئات فى الاتجاه الأقل مقاومة. هذا الاتجاه متغير باستمرار. هذه الحركة للجسيمات الصغيرة جدّاً فى المعلقات تسمى الحركة البراونية نسبة إلى عالم علم النبات روبرت براون Robert Brown الذى كان أول من شرحها.

الترشيح Filtration : بالرغم من أنه لايمكن فصل الطور المُتشتِّت عن وسط التشتت بأوراق الترشيح العادية، يمكن فصل الجسيمات شبه الغروية بمرشحات فائقة ultrafilters. هذه المُرشّحات والتى تتكون من إستيرات سليلوزية خاملة بيولوجياً (مرشحات ميلبور) لها فتحات سعتها من 10 ميليميكرون إلى 5 ميكرون. حيث أن مدى أحجام الجسيمات شبه الغروية هو من 1 إلى 200 ميليميكرون، من السهل أن نرى أن فصل طورى معلق شبه غروى ما يمكن أن يتم فى معظم الحالات باستعمال هذه المرشحات. إلّا أنه لايمكن فصل المحاليل الحقيقية بهذه الطريقة.

التجمع السطحى Adsorption : قابلية الجزيئات أو الأيونات للتجمع على أسطح أجسام سائلة أو صلبة معينة تعرف باسم التجمع السطحى adsorption وحيث أنها ظاهرة سطحية فإن سعة التجمع تعتمد على كمية السطح المعرض كما تعتمد على طبيعة كيمياء المكونات ذات العلاقة. إذاً، ليس من المفاجىء أن تكون سعة التجمع لمعلق شبه غروى لأى وزن معطى من الجسيمات شبه الغروية متناهية فى العلو. مثلاً جسم صلب حجمه 1 سم^3 مساحة سطحه المعرّضة هى 6 سم^3. إذا قسم هذا المكعب إلى مكعبات حجم كل منها 0.1 ميكرون مكعب فإن مقدار السطح المعرّض سيكون 6×10^5 أو 600,000 سم^3 أى بزيادة 100,000 مرّة على المساحة الأصلية. بدون شك، معظم المهام المهمة للمنظومات شبه الغروية الموجودة فى الخلايا الحية تعتمد على سعتهم التجمعية الهائلة.

الخواص الكهربائية للمنظومات شبه الغروية Electrical properties of colloidal systems :

تحمل الجسيمات شبه الغروية عادة شحنة كهربائية، هذه الشحنة تكون سالبة أو موجبة، ولكنها فى أى منظومة شبه غروية هى نفس الشحنة لكل الجسيمات. مثلاً جسيمات محلول شبه غروى من هيدروكسيد الحديديك كلها تحمل شحنة موجبة؛ جسيمات معلق شبه غروى من كبرتيد الزرنيخ كلها تحمل شحنة سالبة. الشحنات الموجودة على الجسيمات شبه الغروية ناتجة عن التجمع السطحى لأيونات حرّة فى الوسط المُشتت. تفضيل جسيم شبه غروى ما لشحنات موجبة للتجمع على سطحه تعطيه شحنة موجبة. فى حالة التفضيل فى التجمع السطحى للشحنات السالبة فالنتيجة هى جسيمات شبه غروية سالبة الشحنة. فى معلق هيدروكسيد الحديديك شبه الغروى تحمل كل الجسيمات شحنة موجبة نظراً لأن أيونات الحديديك (Fe^{3+}) المنطلقة أثناء تأين $FeCl_3$ مُفضّلة فى التجمع السطحى وأيونات الكلورايد (Cl^-) الحرّة تُجْذب إلى الشحنة الموجبة على الجسيمات وأيضاً تتجمع تجمعاً ثانوياً حول الجسيمات مكونة مايعرف بالطبقة الكهربائية المزدوجة. فى منظومة كبرتيد الزرنيخ،



شكل 3-2 : رسم تخطيطي يمثل الطبقة الكهربائية المزدوجة المحيطة بالجسيمات شبه الغروية في المعلق.
(آ) جسيم شبه غروى فى معلّق شبه غروى لهيدروكسيد الحديديك. (ب) جسيمات شبه غروية فى معلّق شبه غروى لكبريتيد الزرنيخ.

أيونات الكبرتيد (S^{2-}) تفضلها جسيمات كبرتيد الزرنيخ فى التجمع السطحى. أيونات الهيدروجين المنطلقة أثناء تأين H_2S، تتجمع تجمعاً سطحياً ثانوياً على الجسيمات ذات الشحنات السالبة (شكل 3-2).

أحد الطرق لتحديد نوع الشحنات الكهربائية على جسيمات معلق شبه غروى هى مشاهدة اتجاه هجرتهم فى مجال كهربائى. تحت تأثير تيار مباشر تتحول كل جسيمات معلق شبه غروى ما فى اتجاه واحد. إذا كان للطور المُتَشتِت شحنة موجبة تتجمع الجسيمات عند القطب الموجب الكاتود cathode وإذا كانت الشحنة سالبة فهى تتجمع عند القطب السالب الأنود anode.

فى البداية هذه الظاهرة سميت كاتا فوريسيس cathaphoreses أما الآن فالاصطلاح الكتروفوريسيس electrophoreses هو الأكثر استعمالاً.

حقيقة أن الجسيمات شبه الغروية تحمل شحنة كهربائية وأن كل الجسيمات لمعلق واحد ما تحمل نفس الشحنة هى العامل الرئيسى لثبات المعلقات شبه الغروية. الشحنات المتماثلة تتنافر مع بعضها، ولولا هذا الأمر لتصادمت الجسيمات شبه الغروية ولأدى ذلك إلى تجمعها وإلى حتمية ترسبها.

الترسيب Precipitation : هدم أو تنحية الطبقة الكهربائية المزدوجة للجسيمات المتشتتة لمعلق شبه غروى ما يسبب تصادم وتجمع هذه الجسيمات ثم ترسبها فى النهاية. هذا بالامكان إحداثه بإضافة مادّة موصلة للتيار الكهربائى فى الماء. مثلاً بالامكان ترسيب معلق شبه غروى من كبرتيد الزرنيخ وذلك بإضافة HCl.

يزداد تركيز أيون الهيدروجين بإضافة HCl إلى درجة تسبب تكون H_2S $(H_2S \leftarrow {}^{2}S + 2H^{-})$. تنحية الشحنات السالبة المحمولة على أيونات الكبريتيد يؤدّى إلى تحييد الجسيمات. مدى إمكانية أيون ما على الترسيب عند إضافته إلى معلق شبه غروى تعتمد على تكافئه. مثلاً أيون الصوديوم أحادى التكافؤ، وهو بذلك أقل كفاءة من الباريوم الثنائى التكافؤ والذى هو أقل كفاءة من أيون الألومنيوم الثلاثى التكافؤ.

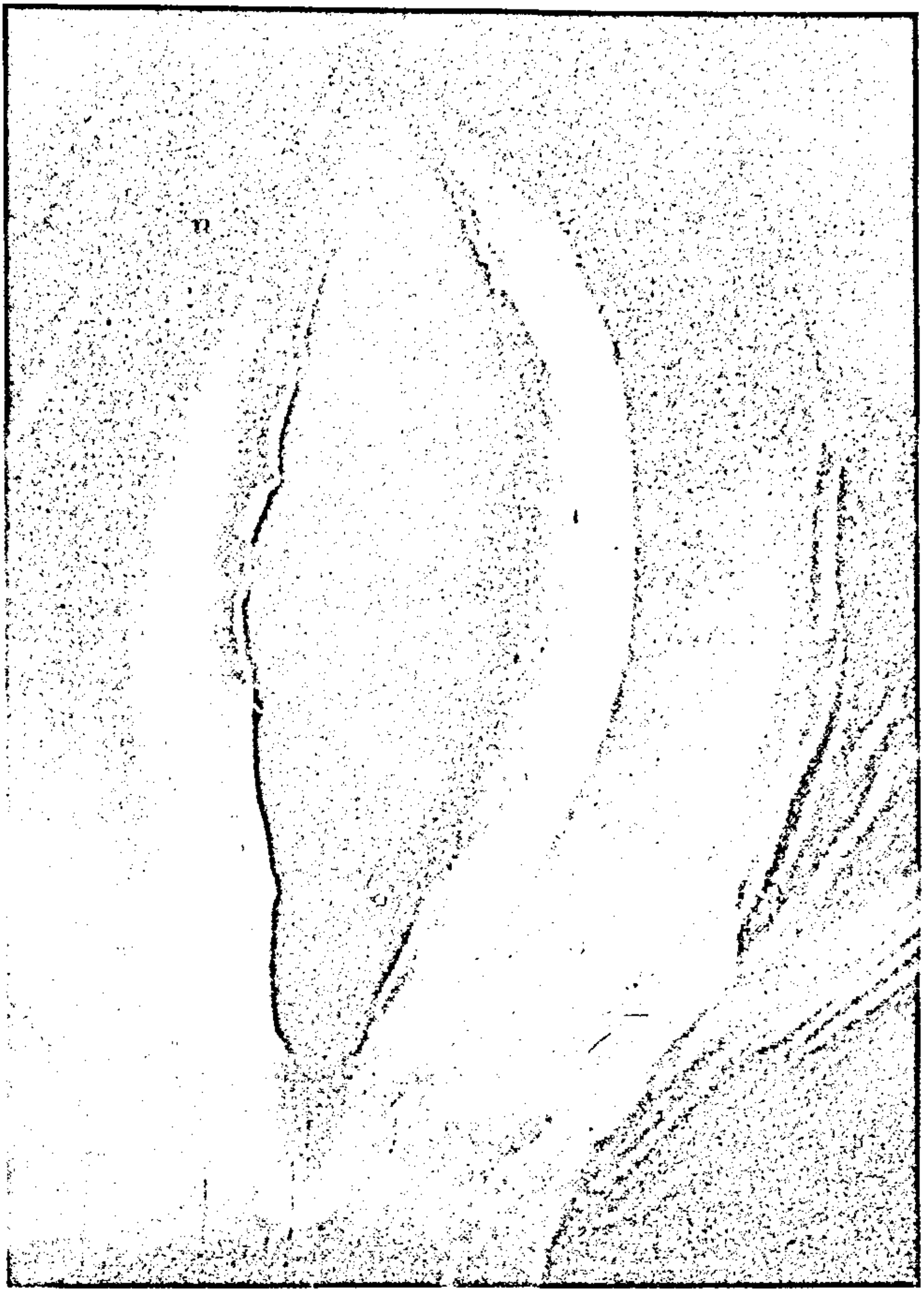
أحد التأثيرات الشيقة للأيونات على المعلقات شبه الغروية تشاهد عند مصب الأنهار حال دخولها المحيطات. الأيونات المشحونة لمياه المحيطات تؤدّى إلى فقدان الماسيلات miceles الطينية المشحونة لشحناتها وبالتالى لترسبها، هذا يؤدّى حتماً إلى تكوين الدلتا التى غالباً ماتوجد عند مصب الأنهار.

فى بعض الأحيان يمكن حماية شبه الغرويات من الترسب بوجود شبه غروى آخر. يظهر أن أحد أشباه الغرويان يكون شريط واقى حول جسيمات شبه الغروى الآخر. فى هذا المجال الجلاتين والصمغ العربى هما الاثنان من أشباه الغرويات الأكثر استعمالاً. مثلاً التشتت شبه الغروى لهالوجينات الفضة على أوراق التصوير الضوئى محمية بالجلاتين الموضوع على هذه الأوراق.

الهلاميات Gels : إحدى خواص أشباه الغرويات السائلة المحبة للماء هى مقدرتها تحت ظروف معينة على تكوين كتلة شبه صلبة متناهية اللزوجة. لذلك فإن أشباه الغرويات السائلة الساخنة كالجلاتين أو الآجار تستقر عند تبريدها مكونة كتلة شبه هلامية تسمى هُلامة. تحول أشباه الغرويات السائلة إلى هلامة يسمى التهلم gelation. إذا سُخنت هلامة آجار أو جيلاتين مرّة ثانية تتحول إلى سول sol وتعرف العملية بالتسيل solation. إضافة حامض هيدروكلوريك مخفف إلى سليكات الصوديوم يكون هلامية السيليكا silica gel مُشتِت شبه غروى لثانى أكسيد السليكون.

بروتوبلازم الخلية ليس بمحلول حقيقى بالرغم من احتوائه لكثير من المواد الذائبة حقاً، معظم جزء البروتوبلازم المتكون من جسيمات هو شبه غروى فى طبيعته. حقاً إن البروتوبلازم يشار إليه عادة بالمركب الشبه غروى وهو يظهر الكثير من الخواص المنسوبة للمنظومات شبه الغروية. غشاء الخلية وجدارها يمكن النظر إليهما كأشباه هلاميات وفى الواقع يعتقد بعض البحاث أن الشىء نفسه ينطبق على جسيمات particulate الخلية مثل السنتروسومات والكرموزومات.

معظم إن لن لم يكن كل خواص البروتوبلازم شبه الغروية راجعة لوجود البروتين. البروتينات جزيئات مركبة كبيرة الحجم تصل أحجامها أحياناً إلى الأحجام. شبه الغروية. وهى متشتتة بين كل أجزاء المواد المكونة للبروتوبلازم حيث لهم علاقة بأنشطة خلوية مثل التنفس، الهضم، والإفراز. بدون شك المساحة السطحية الهائلة التى توفرها أنزيمات البروتين المتشتتة فى البروتوبلازم متناهية الأهمية بالنسبة لكثير من تفاعلات الأنزيمات التى تعتمد عليها الحياة. بدون شك المنظومة شبه الغروية هى أحد الملامح الأساسية للمادّة الحية.



صورة مجهرية الكترونية دقيقة لثغر مفتوح من ورقة زيبرينا بيربيسي Zebrina purpusii . (مهداة من د. جورج شونيهر جامعة التقنية ميونيخ ألمانيا.)

الفصل الثالث

الانتشار، انتشار الماء خلال الأغشية شبه المنفذة، التشرب
Diffusion, osmosis, and imbibition

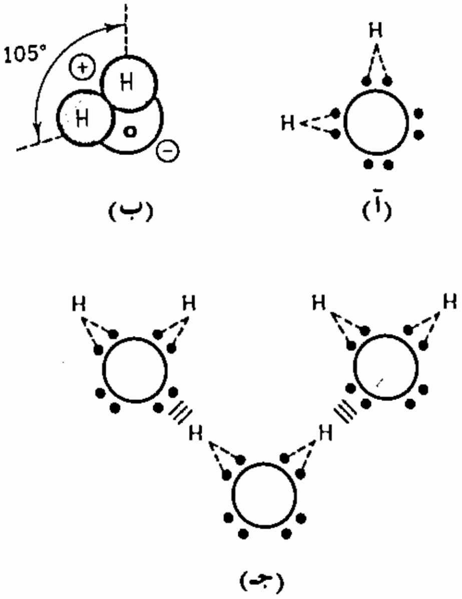
مـقـدمـة Introduction

الماء، الذي قد نسميه بحق سائل الحياة يكوّن أكثر من 90% من كل كائن حي ويساهم إما بطريقة مباشرة أو غير مباشرة فى كل تفاعلات الخلية الحية. بالرغم من شيوعه فالماء مركب عجيب ذو خصائص فريدة كثيرة. مثلاً الماء له حرارة نوعية عالية، وهى خاصية تسمح للأنسجة الحية بتغيرات طفيفة فى درجة حرارتها وذلك عن تعرضها لامتصاص أو فقدان حرارى. الحرارة العالية اللازمة لتبخر الماء تسبب تشتيت كميات كبيرة من الطاقة تحت الظروف المساعدة للبخر وهذه عملية تبريد ذات قيمة ملحوظة. كثافة الماء المتجمد أقل من كثافة الماء السائل لذلك يطفو الجليد على الماء السائل وهذه حقيقة ذات مزايا واضحة للحياة المائية فى المناطق الباردة أو المعتدلة حيث تُكوِّن البحيرات والأنهار جليداً يمتد من السطح إلى العمق؛ بإمكان الحياة أن تستمر فى الوسط السائل عند أعماق بعيدة. العواقب الوخيمة الناتجة عن تمدّد الماء المتجمد فى الخلايا الحية هى تمزق الجدار الخلوى.

جزيئات الماء ترتبط ببعضها (cohesion) وتلتصق adhere إلى كثير من الأسطح المختلفة. هذا الارتباط وهذا الالتصاق واضح فى صعود الماء فى النباتات. هذا الموضوع سيحظى بتغطية أكثر فى فصل لاحق.

خواص الماء المذكورة أعلاه ناتجة عن الشكل الخارجى لجزىء الماء وعن الروابط الهيدروجينية. جزىء الماء متكون من ذرتى هيدروجين مرتبطتين بتكافؤ بأحد طرفى ذرة الأكسجين. متوسط زاوية H—O—H هو 105° تقريباً (شكل 3-1).

يتبين من شكل (3-1) أن جزىء الماء هو جزىء قطبى أحد أجزاء الجزىء (جهة



شكل 3-1 : رسم تخطيطى يمثل تركيب جزىء الماء. (آ) وضع ذرات الهيدروجين على جهة من جهات ذرة الأكسجين (ب) توزيع الشحنات والزاوية بين روابط الهيدروجين والأكسجين (جـ) إرتباط بين ثلاث جزيئات ماء بواسطة الروابط الهيدروجينية.

الهيدروجين) موجب الشحنة والجزء الآخر سالب الشحنة. نظراً للتوزيع الغير متماثل للشحنات، ترتبط جزيئات الماء مع بعضها (قوة جذب) كما هو مبين فى شكل (3-1 جـ). جذب ذرة هيدروجين موجبة لجزىء ماء لذرة أكسجين جزىء ماء آخر ينتج عنه رابطة هيدروجينية أو جسر هيدروجينى. بالرغم من أن الرابطة الهيدروجينية أقوى من ارتباط الجزيئات من خلال قوى فان دير والس فهى اضعف بكثر من الرابطة الناتجة عن اشتراك ذرتين فى زوج من الالكترونات covalent bond أو الناتجة عن التكافؤ الكهربائى electrovalent bond. عدد جزيئات الماء التى يمكن أن ترتبط بالروابط الهيدروجينية لاحصر لها. مثلاً بإمكاننا أن ننظر إلى بحيرة ما كجزىء ماء واحد ضخم ذو روابط ضعيفة أكثر من نظرتنا إليها كتجمع لجزيئات ماء متفرقة.

الروابط الهيدروجينية مسؤولة مباشرة عن ارتفاع حرارة انصهار الماء وكذلك عن ارتفاع الحرارة النوعية وحرارة تبخر الماء. الطاقة اللازمة لتحطيم الروابط الهيدروجينية عند ذوبان الجليد أو لتسخين أو تبخير الماء هى أكبر بكثير من الطاقة اللازمة للتغلب على قوى فان دير والس والتى توجد عادة فى الروابط الضعيفة لجزيئات الإيثين، الإيثر والبنزين. الروابط الهيدروجينية هى سبب إلتصاق جزيئات الماء بمواد كالزجاج، السليلوز والتجمعات الطينية. هذه

المـواد تبتـل بسهولـة لوصول جزيئـات المـاء إليهـا بيسر وذلك لوجـود ذرات الأكسجين غير المحمية على أسطح هذه المواد مما يؤدّى إلى تكوين الروابط الهيدروجينيـة بسهولـة. من الناحيـة الأخـرى المـواد المصنعـة النافـرة للمـــاء والهيدروكربونات مثل الشموع لاتبتل بسهولة لقلة الروابط الهيدروجينية.

مايخص الحياة، أهم خاصية للماء هى فعاليته كمذيب. نظراً لقدرته على تكوين محلول مع عدد كبير من المركبات يشار إلى المـاء أحيانـاً بـ«المـذيب الكوني». كون الماء مذيباً ناتج عن قـدرة الماء على تكوين روابط هيدروجينية وللتوزيـع اللاتطابقـى لشحناتـه؛ المركبـات مثـل السكريـــات، الكحـــولات والأحماض الأمينية التى تحتوى على ذرات أكسجين، أو مجاميع هيدروكسيل (-OH) أو أمينـو ($-NH_2$) تكـون روابـط هيدروجينيـة مع جزيئـات المـاء وتكـون محاليل مع الماء.

من الناحية الأخرى فإن الطبيعة القطبية لجزىء الماء تمنـع ترسب الأمـلاح المتنوعة فى المحلول من خلال تداخل تفاعـلات الشحـن (التأيـن)؛ الأمـلاح المذابة فى الماء توجد على هيئة أيونات موجبة وسالبة.

فعل الماء كمذيب ذو أهمية هائلة للنبات الحى. العناصر الأساسية المتنوعة الضرورية لنمو النبات وكـذلك المركبـات الضروريـة لانتقـال وتخزيـن الطاقـة ولـمكونات المواد البنائية كلها تتطلب الماء كوسيلة للانتقال. هذه المواد مُذابة فى ماء النبات وبهذه الكيفية تتوزع فى كل أجزاء النبات. عمليـات الانـتشار، الأسموزس، التشرب ذات صلة وثيقة بالمهمة الأساسية لانتقال الماء والمذيـات من مكان نشأتها إلى مكان استخدامها.

الانـتشـــار Diffusion

لقد عايشنا جميعاً بطريقة أو بأخرى ظاهرة الانتشار. عندما نضع سكر فى سائل مثل القهوة أو الشاى تنتشر جزيئات السكر خلال السائـل وتعطيـه مذاق حلو متجانس. رائحة العطر المنبعثة من قنينة عطر مفتوحة تصلنا خلال عمليـة الانتشار ـ جزيئات العطر تنتشر خلال جزيئات الهواء. لكى نفهم تماماً عملية

الانتشار يجب علينا أولاً أن نركز إنتباهنا على طبيعة وظيفة الحركة kinetic للمواد.

طبيعة وظيفة الحركة للمادّة Kinetic nature of matter

عند درجاتُ الحرارة الأعلى من الصفر المطلق (0°ك أو -273°م) كل مكونات المادّة هي في حركة، هذا يعني، انهم يحملون مقداراً معيناً من الطاقة وظيفتها الحركة kinetic energy. هذه الحركة هي عشوائية؛ تتحرك الجزيئات أو الذرات في كل الاتجاهات مصطدمة ببعضها في كثير من الأحيان. لو اعتبرنا مثلاً الهواء الذى نستنشقه وهو بصفة رئيسية خليط من جزيئات النيتروجين، الاكسجين وغاز ثاني أكسيد الكربون. هذه الجزيئات ذات حركة عشوائية مستمرة وتصطدم ببعضها من حين لآخر. جزيئات النيتروجين أكثر وفرة من جزيئات الأكسجين، جزيئات ثاني أكسيد الكربون نادرة للغاية حيث لايتجاوز تركيزها في هذا الخليط أكثر من 0.03%. هذه الأنواع الثلاثة من الجزيئات، على أية حال، مختلطة بتجانس في الجو.

إذا فتحنا زجاجة عطر، جزيئات العطر المتبخرة من سطح السائل تنتشر بين جزيئات الهواء وتختلط في النهاية معهم بتجانس. جزيئات العطر قادرة على هذا لأنهم هم أيضاً في حركة دائمة. عند انتهاء تبخر العطر تتشتت جزيئات العطر بالكامل بين جزيئات الهواء وتتكون منظومة ديناميكية جديدة، تشمل جزيئات النيتروجين، الاكسجين، ثاني أكسيد الكربون والعطر متحركة تحركاً عشوائياً.

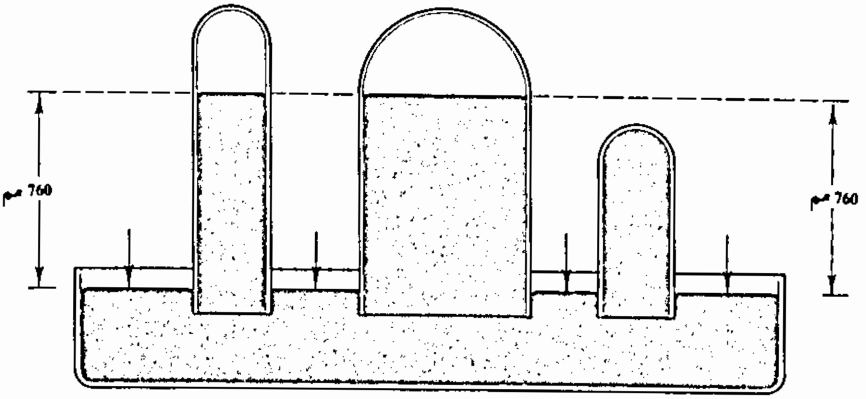
انتشار الغازات Diffusion of gases

بالنسبة لحالات المادّة الثلاث المختلفة تعتبر الغازات أقل مقاومة للجزيئات المنتشرة. عند الدرجات العادية للحرارة والضغط جزيئات الغاز تكون متباعدة عن بعضها كثيراً؛ لذلك عدد الاصطدامات التي يمكن أن تتدخل في انتشار أحد الغازات في آخر محدود. هذه الحقيقة من السهل تَبَيُّن قيمتها عندما نأخذ في الاعتبار المدى الذى يمكن لغاز ما أن يتقلص في حدوده. الهواء الذى يملأ حجرة الدراسة، مثلاً، يمكن تقليصه بسهولة في أنبوبة اختبار دون أن يفقد حالته الغازية.

انتشار الغاز يمكن فهمه بوضوح أكثر، بإجراء تجربة كيميائية شائعة. إذا كسرت قنينة برومين تحت ناقوس زجاجي مفرّغ جزئياً من الهواء، تملأ جزيئات البرومين في الحال الفضاء الذى تحت الناقوس. هذا من السهل مشاهدته نظراً للون البنى المحمر المميز لغاز البرومين. الأمر يختلف إذا لم يتم تفريغ الناقوس الزجاجي من الهواء حيث نرى تباطءً في انتشار غاز البرومين. إذا أخذنا في الاعتبار الانتشار تحت هذين الظرفين أى إنتشار فى فراغ جزىء وإنتشار فى الهواء بإمكاننا أن نرى أهمية تركيز جزيئات الغاز فى تحديد سرعة الانتشار. انتشار غاز البرومين عاقه وجود جزيئات الهواء، وسهّله الفراغ الجزئى.

الضغط الانتشارى Diffusion pressure : مقياس الضغط البارومیتر parometer هو جهاز لقياس الضغط الجوى يستعمل بكثرة لتوضيح ضغط الغاز. إذا ملئت انبوبة زجاجية بالزئبق ثم قلبت بحيث تكون نهايتها المفتوحة تحت سطح زئبق موضوع فى إناء ضحل يهبط الزئبق فى الأنبوبة إلى ارتفاع معين، (شكل 3-2). الارتفاع الذى يقف عنده عمود من الزئبق فى أنبوبة زجاجية عند مستوى سطح البحر هو 760 مم. هذا يعنى أن وزن الغاز (الهواء) فوق سطح الزئبق فى الطبق المبين فى شكل 3-2 كاف لدفع عمود من الزئبق فى أنبوبة زجاجية إلى أعلى ليصل إلى ارتفاع 760 مم. متوسط الضغط عند مستوى سطح البحر يعرف بالضغط الجوى القياسى standard وهو 760 مم زئبق أو 1 ضغط جوى.

مثال جيد لضغط غاز محصور يرى بالعين يمكن مشاهدته فى بالون منتفخ. الغشاء المطاطى للبالون منفذ بدرجة بسيطة للنيتروجين والأكسجين وهما الغازان الأكثر وجوداً فى الهواء. عندما يكون بالون ما منتفخاً، جزيئات الهواء تصير أكثر تركيزاً، مما ينتج عنه زيادة فى الضغط الذى يكونه غاز محصور فى حاوية ما. الضغط الذى يكونه غاز محصور فى حاوية ما هو مجموع الضغوط الناتجة عن عدد هائل من الجزيئات عند اصطدامها المتزامن بجدران الحاوية. الزيادة فى تركيز الغاز داخل الحاوية يعنى اصطدام عدد أكبر من جزيئات الغاز بالجدران فى أى وقت من الأوقات. واضح أن هذا يؤدّى إلى زيادة فى الضغط. جدران البالون تتمدد لكى تعوض الزيادة فى الضغط معطية برهاناً مرئياً لقدرة الغاز على تكوين الضغط.



شكل 2-3 : متوسط علو عمود من الزئبق فى مقياس للضغط «باروميتر barometer» هو 670 مم عند مستوى سطح البحر. لاحظ أن عُلو العمود لايعتمد على قطر الأنبوبة الزجاجية. لاحظ أيضاً أن الأنبوبة القصيرة التى على اليمين قصيرة بدرجة لاتسمح لأى زئبق بالخروج. الأسهم تبين مقدار الضغط الجوى على سطح الزئبق.

فيما مضى تبينا مثالين لتأثيرات ضغط الغاز من السهل مشاهدتهما. ماعلاقة هذا الضغط بالانتشار؟ حقيقة الأمر أن الضغط الانتشارى هو اصطلاح افتراضى لاغير يشرح القدرة الكامنة لغاز أو سائل أو صلب على الانتشار من جهة يكون تركيزه فيها عالياً إلى جهة يكون تركيزه فيها منخفضاً. الغاز المحصور فى بالون، مثلاً، له ضغط انتشارى أكبر من الهواء المحيط به. بناء عليه إذا ثُقب البالون ينتشر الغاز المحصور، لكونه ذو ضغط انتشارى أكبر، فى الهواء المحيط بالبالون.

الانتشار المستقل Independent diffusion : اتجاه انتشار مادّة ما يحدده كلية الفروقات فى الضغط الانتشارى لتلك المادّة ومستقل كلية عن الضغوط الانتشارية للمواد المحيطة. دعنا نستعمل مرّة أخرى المنطاد المطاطى لتوضيح هذا الأمر المهم. لنفترض أننا نفخنا منطاداً بغاز النيتروجين. حيث أن جدران المنطاد المطاطية هى نسبياً غير منفذة للنيتروجين، النيتروجين المحصور فى المنطاد سيكون له ضغط انتشارى أعلى نسبياً. ثانى أكسيد الكربون على النقيض من النيتروجين، يمكن أن يمر بسهولة من خلال جدار مطاطى. إذا سمح للبالون المملوء بالنيتروجين أن يستقر فى الهواء، ثانى أكسيد الكربون

الموجود فى الهواء ينتشر في البالون حتى يحدث التعادل. ينتشر ثانى أكسيد الكربون فى المنطاد نظراً لأن ضغطه الانتشارى فى الهواء أكثر من ضغطه الانتشارى فى المنطاد الذى كان صفراً. انتشار ثانى أكسيد الكربون إلى الداخل يحدث بالرغم من أن الضغط الانتشارى لغاز النيتروجين المحصور فى البالون هو أعلى بكثير من الضغط الانتشارى لثانى أكسيد الكربون فى الهواء. أهمية الانتشار المستقل للنبات ستتضح أكثر فى الفصول القادمة.

العوامل المؤثّرة فى معدل انتشار الغازات
Factors affecting rate of diffusion of gases

1– درجة الحرارة: معدّل انتشار غاز ما يزداد بازدياد درجة الحرارة. الزيادة فى درجة الحرارة تزيد من الطاقة الحركية لجزيئات الغاز. هذا يعنى أن ارتفاع درجة الحرارة تصحبه زيادة فى سرعة تحرك جزيئات الغاز.

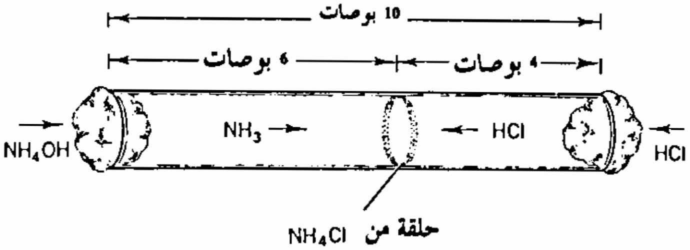
2– كثافة الجزيئات المنتشرة: معدلات انتشار الغازات تحت ظروف ثابتة تختلف كثيراً باختلاف الغازات. السبب فى هذا يعود إلى كثافة الغاز. هذا الامر يلخصه قانون جراهام Graham's law للانتشار معدلات انتشار الغازات تتناسب عكسياً مع الجذور التربيعية لكثافاتها. بناءاً على هذا القانون يمكن كتابة العلاقة الآتية:

$$\frac{م_1}{م_2} = \frac{\sqrt{ك_2}}{\sqrt{ك_1}}$$

حيث $م_1$، $م_2$ هما معدلى انتشار غازين كثافتهما $ك_1$، $ك_2$ على التوالى. إذا استخدمنا هذه المعادلة لغازى الهيدروجين والأكسجين نجد أن:

$$\frac{م\ H}{م\ O} = \frac{\sqrt{ك\ O}}{\sqrt{ك\ H}} = \frac{\sqrt{16}}{\sqrt{1}} - \frac{4}{1}$$

حيث أن كثافة الأكسجين 16 مرة قدر كثافة الهيدروجين، معدل انتشار الهيدروجين 4 مرات معدّل انتشار الأكسجين. القانون المذكور أعلاه بالامكان توضيحه فى المختبر بسهولة. إذا سُدّت أنبوبة زجاجية من طرفيها



شكل 3-3 : طريقة توضح قانون جراهام. يوضع هيدروكسيد الأمونيا فى سدادة القطن عند أحد طرفي الأنبوبة بينما يوضع حامض الهيدروكلوريك فى سدادة القطن عند الطرف الآخر. حلقة كلوريد الأمونيا تمثل النقطة التى يتقابل عندها غازى HCl وNH_3 بعد انتشارهما من القطن المحمّل بهما.

بقطن وغمست سدادتا القطن فى نفس الوقت فى هيدروكسيد الأمونيا (NH_4OH) وحامض الهيدروكلوريك (HCl) سيكون لدينا منظومة بها غازان (NH_3،HCl) ينتشران فى اتجاه بعضهما بمعدلات تعتمد على كتلة جزيئاتهما. عند نقطة تقابل الغازين تظهر (شكل 3-3) حلقة صلبة بيضاء من كلوريد الأمونيا (NH_4Cl). كما هو مبين فى شكل 3-3 حلقة كلوريد الأمونيا أقرب إلى طرف الأنبوبة الحامل لـ HCl. هذه النتيجة متوقعة حيث أن كثافة HCl ضعف كثافة NH_3 تقريباً.

3– الوسط الذى يحدث فيه الانتشار: كلما كان وسط ما أكثر تركيزاً كلما قلت سرعة انتشار الجزيئات خلاله. هذا تم توضيحه بالكامل حيث شرحنا كيفية انتشار غاز البرومين فى الهواء وفى الفراغ الجزئى.

4– تدرج ضغط الانتشار: عموماً كلما كان تدرج ضغط الانتشار عميقاً كلما كان معدل الانتشار أسرع. عمق التدرج محكوم بالفرق فى تركيز المادّة المنتشرة بين جهة وأخرى والمسافة الموصلة بين هاتين الجهتين والتى يحدث خلالها الانتشار.

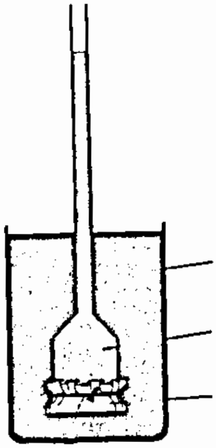
العوامل التى تتحكم فى معدلات انتشار الغازات ذات تحكم واسع أيضاً بمعدلات انتشار المواد الصلبة والسائلة. غير أنه بالاضافة إلى درجة الحرارة،

الكثافة الجزئية، وسط الانتشار وتدرج ضغط الانتشار تؤثّر عوامل أخرى (على الأخص حجم وذوبان الجزيئات المنتشرة) على إنتشار المُذابات فى المذيبات، السوائل فى السوائل والغازات فى السوائل.

الأسموزيس (انتشار الماء خلال الأغشية شبه المنفذة) Osmosis

يمكن النظر إلى الأسموزيس كنوع خاص من الانتشار ذو علاقة بحركة الماء خلال غشاء شبه نفاذ من جهة يكون فيها عال التركيز إلى جهة يكون فيها منخفض التركيز. بالرغم من أنه بإمكاننا أن نضم محاليل غير الماء داخل الظاهرة العامة للأسموزيس، مايهمنا هنا أساساً هو أسموزيس الماء فى النباتات.

يمكن توضيح عملية الأسموزيس بطريقة سهلة جدّاً. إربط قطعة من مادّة ما، مثل مثانة خنزير، على النهاية الواسعة لأنبوبة تستيل Thistle. مثانة الخنزير شبه نفاذة ولذلك فهى تسمح للماء دون غيره من المذيبات المذابة مثل السكر بالنفاذ. يوضع محلول سكرى فى داخل أنبوبة تستيل وتغمر نهاية الأنبوبة المثبت بها الغشاء فى كأس بها ماء نقى (شكل 3-4)، حيث أن الغشاء المربوط على فتحة أنبوبة تستيل منفذ للماء ينتقل الماء إلى داخل وإلى خارج الأنبوبة، غير أن معدّل حركة انتقال الماء إلى داخل الأنبوبة أعلى من معدّل إنتقاله إلى خارجها. سبب هذا هو أن تركيز الماء فى الدورق أعلى من تركيز الماء فى الأنبوب وتحت هذه الظروف يتجمع الماء فى أنبوبة تستيل، ويرتفع عمود من الماء فى الأنبوبة؛ الفرق بين تركيز الماء داخل وخارج الأنبوبة عند اللحظة التى غمرت فيها الأنبوبة فى الماء أكبر ما يمكن. عند تلك الفترة معدّل انتقال الماء إلى داخل الأنبوبة أعلى مايمكن ومعدل انتقال الماء إلى خارج الأنبوبة أقل مايمكن. مع استمرار تجمع الماء فى أنبوبة تستيل يصير مخففاً أكثر فأكثر وينخفض طبقاً لذلك انتقال الماء إلى داخل الأنبوبة. هذا يعنى أن الفرق بين تركيز الماء فى الدورق وفى الأنبوبة يصير أقل فأقل. إذا لم تتدخل عوامل أخرى مقدار الماء المتحرك إلى داخل الأنبوبة دائماً أكبر من المقدار المتحرك إلى الخارج. غير أن إزدياد حجم عمود الماء يكون ضغطاً، ينتج عنه زيادة مستمرة



شكل 4-3 : طريقة لتوضيح الأسموزس، الماء ينتقل إلى داخل أنبوبة تستيل من خلال الغشاء الشبه نفاذ من منطقة تركيزه العال إلى منطقة تركيزه المنخفض.

فى كمية الماء المتحرك إلى خارج الأنبوب. حتماً سيحدث تعادل حيث تتعادل القوى المتحكمة فى صافى حركة الماء إلى داخل الأنبوبة مع القوى المسيطرة على صافى حركة الماء إلى خارج الأنبوبة.

واضح أن الأسموزيس مشابه للانتشار. العامل المميز الوحيد هو وجود الغشاء شبه النفاذ.

الضغط الأسموزى Osmotic pressure

الضغط الأسموزى اصطلاح يستعمل عادة عند مناقشة العلاقات المائية فى النباتات. نظراً لصعوبة توضيح هذا الضغط (يمكن قياسه فقط بطريقة غير مباشرة) مفهوم الضغط الأسموزى صعب على الطالب فهمه. بإمكاننا تعريف الضغط الأسموزى بأنه الضغط اللازم لمنع مرور الماء النقى إلى داخل محلول مائى خلال غشاء شبه نفاذ مانعاً بذلك الزيادة فى حجم المحلول.

هذا التعريف يعنى أن المحلول محصور داخل وعاء غير قابل للتمدد مطلقاً ومنفذ للماء دون غيره من المذابات. غير أنه يقال أيضاً عن محلول ما غير محصور بأن له ضغط أسموزياً. الضغط الأسموزى هو أحد الخواص المرتبطة بعضها لمحلول ما؛ أى أنه ذو تناسب مباشر مع عدد جزيئات المذاب فى أى مقدار معطى من مذيب ما. بناءاً عليه محلول تركيزه مولال molal واحد لمادة

غير قابلة للتفكك عند 0°م له ضغط أو كمون اسموزي نظري مقداره –22.7 بار أو 22.4 ضغط جوى. حيث أن الضغط الجوى يتناسب طردياً مع عدد جزيئات المذيب منسوباً إلى عدد جزيئات المذاب، محلول 0,5 مولال له ضغط أسموزى نظرى مقدار –11.35 بار.

بالرغم من أننا نتحدث عن محلول غير محصور له ضغط اسموزى، استعمال كلمة ضغط هنا لاتعنى وجود ضغط واضح. فقط عندما يحصر محلول ما داخل غشاء شبه نفاذ يصبح هذا الضغط واضحاً. فى الحقيقة معظم المناقشات الحديثة لعلاقات النبات المائية تستعمل اصطلاح الجهد الأسموزي osmotic potential بدلاً من الضغط الأسموزى. بالرغم من أنهما متساويان عددياً فهما يختلفان فى الاشارة الجهد الاسموزىى سالب والضغط الأسموزى موجب.

ضغط الانتفاخ المائى Turgor pressure

كما ذكر فى الفصل الأول، السيتوبلازم والعضيات يضمها غشاء شبه نفاذ يسمى البلازمالمّا أو ببساطة أكثر الغشاء الخلوى. على النقيض من الخلية الحيوانية يضم الخلية النباتية وغشاؤها الخلوى بناء صلب عديم المطاطية نسبياً يسمى الجدار الخلوى. هذه الخاصية الفريدة للخلية النباتية تسمح لها أن تعيش فى تركيزات أسموزية ذات مدى متسع نسبياً. الخلية الحيوانية تستطيع العيش فقط فى محاليل ضغوط تركيزاتها الأسموزية مطابقة أوتكاد تكون مطابقة لتركيزات محتويات الخلية.

الخلية النباتية عند وضعها فى ماء نقى تنتفخ إلى مدى معين فقط ولا تنفجر. نظراً لأن الجهد الأسموزى الناتج عن محتويات الخلية عال، ينتقل الماء إلى داخل الخلية مما ينتج عنه دفع غشاء الخلية ضد الجدار الخلوى. الضغط الحقيقى المتكون (الضغط المسئول عن دفع الغشاء الخلوى ضد الجدار الخلوى) يسمى ضغط الانتفاخ المائى turgor pressure. الجدار الخلوى لكونه صلب، يُحدث ضغطاً متساو ومضاد، يسمى الضغط الجدارى. نتيجة لتداخل

هذه القوى يقال عن الخلية النباتية تحت هذه الظروف بأنها منتفخة بالماء. أحد أول العلامات فى عجز الماء فى نبات ما والتى يمكن ملاحظتها بسهولـة هى نقص الانتفاخ المائى لخلاياه الورقية التى تعطى الأوراق مظهراً ذابلاً.

الجهد المائى Water potential

الشغل الميكانيكى الذى تعمله منظومة كيميائية ما، خلال أى تغير عند درجة حرارة ثابتة يساوى النقص فى طاقتها الحرّة. الطاقة الحرّة إذاً هى قياس لجهد الشغل الذى يمكن أن تفعله المنظومة. الطاقة الحرّة لكل «مول» لأى مادة فى منظومة كيميائية ما هى جهدها الكيميائى. بناءاً عليه الجهد الكيميائـى لمـادّة ماتحت ظروف ثابتة بالنسبة للحرارة والضغـط يعتمـد علـى عدد «المـولات» الموجـودة. عنـد منـاقشة العلاقات المائيـة فى النبـات، عمومـاً يشار للجهـد الكيميائى للماء بالجهد المائى ($\psi_{\text{م}}/\psi_{w}$). عندما نستعمل اصطلاح الجهد المائى نحن نعبر عن الفرق بين الجهد الكيميائى للماء عند أى نقطـة فى منظومـة ما ($\mu_{\text{م}}/\mu_{w}$) والجهد الكيميائى للماء النقى تحت ظروف قياسية($\mu_{\text{م}}^{\circ}/W\mu^{\circ}$)باستعمال المعادلة الآتية:

$$\psi_{\text{و}} = \mu_{\text{و}} - \mu_{\text{و}}^{\circ} = \text{رت فى د/د}^{\circ}$$

$$\psi_{w} = \mu_{w} - m_{w}^{\circ} = RT\ In\ e/e^{\circ}$$

يمكننا بسهولة تحديد الجهد الكيميائى فى المعادلة (ر R) هو ثابت الغاز (ايرج/مول/درجة)[1]، (ت ـ T) درجة الحرارة المطلقة (ك° ـ K°)، (د ـ e) ضغط بخار محلول المنظومة عند درجة الحرارة (ت ـ T) و (د° ـ e°) ضغط بخار الماء النقى عند نفس درجة الحرارة. عبارة (رت فى د/د° RT In e/e°) وحداتها إيرج/مول. إذا كان ضغط بخار الماء فى منظومة ما هو نفس ضغط بخـار المـاء فى المـاء النقـى، عبـارة (فى د/د° ـ In e/e°) تعنـى صفـراً. فى

(١) الإيرج يساوى قوة مقدارها داين واحد تعمل من خلال مسافة طولها 1 سم. الداين هى القـوة التـى تحرك كتلة جرام واحد مسافة 1 سم/ثانية.

المنظومات البيولوجية (د/د° – e/e°) هى عادة أقل من الصفر وتكون (فى د/د° $\ln e/e^\circ$) سالبة. بناء عليه يعبر عادة عن الجهد المائى فى المنظومات البيولوجية بكميات سالبة. حيث أن الماء النقى الغير محصور يعرّف بأن جهده صفراً، أى تخفيف للماء باستعمال مذيب ما يُكوّن جهداً أقل من جهد الماء النقى ويعبر عنه بعدد سالب.

كل من الجهود المائية والجهود الكيميائية يمكـن التعبيـر عنهـا بوحـدات طاقة. غير أنه من الأنسب عند الحديث عن المنظومات البيولوجية أن نعبر عن الكمون المائى بوحدات قياس الضغط (جوى أو بار). يمكن تحويل وحدات الطاقة إلى وحدات ضغط بتقسيم الجهد المائى على الحجم الجزئى لـ«مولال» ماء partial molal volume of water (V_w ح م).

$$\frac{\mu_و - \mu_و^\circ}{ح} = \frac{\text{رت فى د/د}^\circ}{ح} - \qquad \frac{\mu_w - \mu_w^\circ}{V_w} = \frac{RT \ln e/e^\circ}{V_w}$$

وحدات المعادلة السابقة هى:

$$\frac{\text{ايرج/مول}}{\text{سم}^3\text{/مول}} = \frac{\text{ايرج}}{\text{سم}^3} = \text{داين/سم}^2 \qquad \frac{erg/mole}{cm^3/mole} = \frac{erg}{cm^3} = dyne/cm^2$$

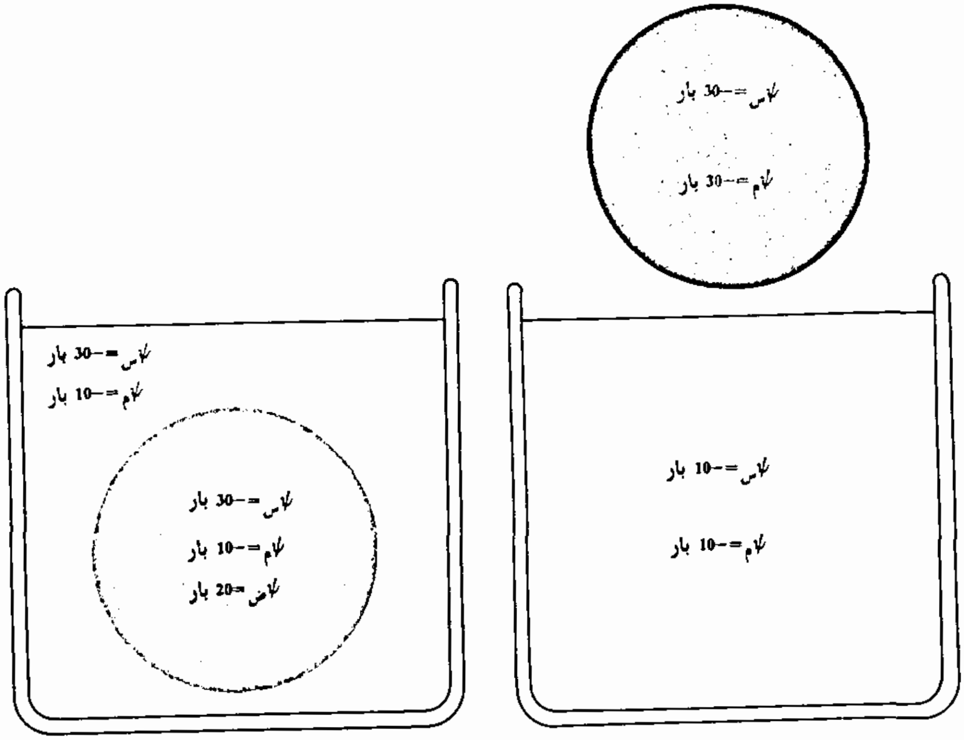
و بار واحد = 0.987 جوى = 10^6 داين/سم^2

إذا أذيبت مادة مثل الملح أو السكر فى ماء نقى فإن المحلول الناتج سيكون له جهد مائى أقل (أكثر سالبية) من جهد الماء النقى. هذا يحدث لأن وجود المُذاب ينقص الطاقة الحرّة للماء. ماهو مهم هنا هو نسبة جسيمات المُذاب إلى جزيئات الماء. الزيادة فى هذه النسبة ينتج عنها جهد مائـى أكثـر سالبيـة. إذا عرض كل من المحلول والماء النقى إلى نفس الضغط، مقدار التأثير الناتج عن الضغط المسلط هو نفسه لكلا المنظومتين. على سبيل المثال إذا عُرضت كلا المنظومتيـن إلـى ضغـط مقـداره 6 بار حينئـذ سيكـون الجهـد المائـى لكـــلا المنظومتين أقل سلبية بما مقداره 6 بار.

ربما بإعطاء معادلة تربط بين الجهـد الأسمـوزى، ضغـط الانتفـاخ المائـى والجهد المائى يمكن توضيح النقاش أعـلاه. عنـد غمـر محلـول ما ذو جهـد

أسموزى ($\psi_س$) مقداره −30 بار، محاط بغشاء غير مطاطى منفذ للماء فقط، فى محلول ذو جهد أسموزى مقداره −10 بار (شكل 3-5) سيكون هناك صافى انتقال للماء من المحلول الخارجى إلى المحلول الداخلى. هذا الانتقال يمكن أيضاً التعبير عنه كانتقال للماء من محلول ذو جهد اسموزى أقل سالبية إلى محلول ذو جهد اسموزى أكثر سالبية، أو من محلول ذو طاقة حرة عالية إلى محلول ذو طاقة حرة منخفضة. (طريقة أخرى للتعبير عن صافى انتقال الماء فى هذا المثال هو أن نقول أن الماء يتحرك من محلول ذو جهد مائى أقل سالبية إلى محلول ذو جهد مائى أكثر سالبية.

حيث أن الماء الداخلى محاط بغشاء غير قابل للتمدد سيحدث تعادل بين المنظومتين بدخول مقدار صغير من الماء إلى المحلول الداخلى. الضغط الفعلى



شكل 3-5 : مثال لمعادلة مصطلحات الجهد الإسموزى ضغط الانتقال المائى، والجهد المائى. ضغط الإنتفاخ المائى يتكون عند حصر محلول ما داخل غشاء غير مطاط منفذ للماء فقط ومغمور فى محلول أقل تركيزا. لاحظ أن الجهدان المائيان عند التعادل متساويان.

أو ضغط الانتفاخ المائى ψض-ψ_p) المتكون فى المحلول الداخلى سيصل إلى 20 باراً.

الضغط الجدارى عند هذه النقطة سيكون 20 باراً. حيث أن الجهد المائى لمحلول ما يزداد بمقدار الضغط المعرض له، فإن الجهد المائى الداخلى لابد أن يزداد بمامقداره 20 بار وبذلك يتعادل مع الجهد المائى للمحلول الخارجى. بناءاً عليه عند التعادل يكون الجهد المائى لكلا المحلولين مساوياً لـ-10 بار. هنا بإمكاننا عموماً أن نقول أنه عندما يفصل غشاء ما، منفذ للماء فقط بين محلولين مائيين لكل منهما جهد اسموزى مختلف، قابلية التعادل هى لجهديهما المائيين وليس لجهديهما الأسموزيين. آخذين النقاش أعلاه فى الاعتبار بإمكاننا كتابة الآتى:

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p \qquad \psi_م = \psi_س + \psi_ض$$

من هذه المعادلة يمكننا أن نرى أنه عندما يكون ضغط الانتفاخ المائى (ψض) يساوى (من حيث العدد وليس من حيث الاشارة) الجهد الأسموزى (ψس) لمحلول ما فإن الجهد المائى لذلك المحلول يساوى صفراً. إذا أحيط محلول مائى ذو كمون أسموزى مقداره -10 بار بغشاء عديم المرونة ثم غمر فى ماء نقى (ψم=0) سيكون ضغط الانتفاخ المائى عند تعادل كلا المحلولين 10 بار. هذا يعنى أن مقدار الجهد المائى للمحلول الداخلى عند التعادل يساوى صفراً:

البداية $-10 = (-10) + 0$

ψم = ψس + ψض

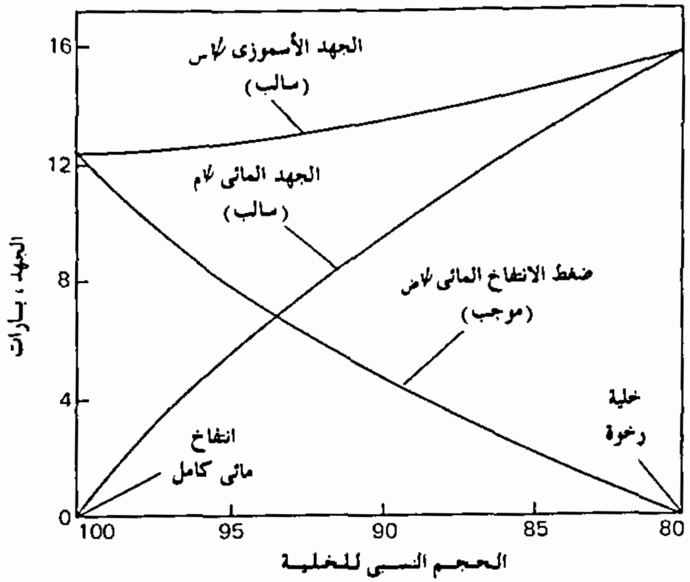
التعادل $0 = (-10) + 10$

استعملنا فى الأمثلة المذكورة أعلاه حالات افتراضية حيث المحلول محاطاً بغشاء عديم المرونة غير أن الجدار الخلوى للخلايا النباتية مرن إلى درجة ما فعندما تصبح خلية رخوة منتفخة بالماء كلية ينتج عن ذلك زيادة فى حجم الخلية، إزدياد الحجم هذا يقلل من تركيز عصارة الخلية وينقص تبعاً لذلك الجهد الأسموزى للعصارة. غير أن المعادلة ψم = ψس + ψض مازالت صحيحة

ومازال هناك تعادل لجهود الماء. التغيرات التى تحدث عندما تمتص الخلية الماء مبينة فى شكل 6-3. ($\psi_{\text{ض}} = 0$) الجهد الأسموزى لعصارة الخلية مساوٍ لجهده المائي. إذا وضعت هذه الخلية فى ماء نقى يحدث انتقال للماء إلى داخل الخلية مسبباً زيادة فى ضغط الانتفاخ المائى وهذا يؤدّى إلى مقدار معين من التمدد المرن لجدار الخلية. مع زيادة حجم الخلية (بسبب تمدد الجدار الخلوى) يحدث تخفيف وبالتالى نقص فى الجهد الأسموزى لعصارة الخلية. عند نقطة تساوى الجهد الأسموزى، ولكن باشارة مختلفة، مع ضغط الانتفاخ المائى، بينما الجهد المائى مساوياً للصفر يقال عن الخلية أنها انتفخت كلية بالماء. عند هذه النقطة لاتحدث زيادة إضافة فى حجم الخلية.

الانكماش Plasmolysis

عند وضع خلية نباتية حية فى محلول ما جهده الأسموزى مطابقاً للجهد الأسموزى لعصارة هذه الخلية (محلول أيسوتونيك an isotonic solution) يبقى مظهر الخلية طبيعياً بكل الاعتبارات. غير أنه إذا كان المحلول المحيط أقل سالبية أو أكثر سالبية من العصارة الخلوية (هايبوتونيك hypotonic أو هايبرتونيك hypertonic على التوالى بالنسبة لعصارة الخلية) تحدث تغيرات عديدة فى هيكل الخلية يمكن مشاهدتها بسهولة. إذا غمرت بشرة نبات Rhoeo أو zebrina فى محلول سكروز هايبرتونيك ينكمش الغشاء الخلوى، ويبتعد عن الجدار الخلوى. يرى هذا بسهولة نظراً للأصباغ الموجودة فى فراغات خلايا أوراق هذه النباتات. لنفحص مايحدث فى هذه الخلايا بتفصيل أكثر. أولاً الخلية مغمورة فى محلول هايبرتونيك بالنسبة لعصارة الخلية. هذا يعنى أن تركيز الماء فى الخلية أعلى من تركيز الماء فى المحلول الخارجى. الماء فى داخل الخلية ذو طاقة حرة أكبر وهكذا فهو ذو قابلية أكبر للانسياب. ثانياً الخلية والأغشية الفراغية عملياً غير منفذة للسكروز ولكنها منفذة للماء بيسر. ثالثاً الجدار الخلوى يسمح بمرور كل من السكروز والماء. لذلك صافى حركة الماء يكون من فراغ الخلية إلى المحلول الخارجى، الماء ينتقل من الجهة الأقل سالبية إلى الجهة الأكثر سالبية وذلك بالنسبة للجهد المائى. هذا ينتج عنه فقدان للانتفاخ



شكل 3-6 : التغيرات التى تحدث عند دخول الماء إلى الخلية النباتية. لاحظ أنه عند تساو الجهد الأسموزى مع ضغط الانتفاخ المائي فى القيمة، مع اختلاف الإشارة، يكون الجهد المائى لعصارة الخلية صفراً. الجهد المائى والجهد الأسموزى سالبان؛ ضغط الانتفاخ المائى موجب.

المائى، انكماش للفراغ وابتعاد للغشاء الخلوى عن الجدار الخلوى ويقال عن الخلية أنها انكمشت.

إذا وضعت خلية نباتية حية فى محلول هايبوتونيك بالنسبة للخلية يتكون وضع مختلف. فى هذه الحالة الماء المنتقل من الجهة ذات التركيز المائى العالى (المحلول الخارجي) إلى الجهة ذات التركيز المائى المنخفض (عصارة الخلية) يدخل الخلية مسبباً زيادة فى انتفاخها المائى. حيث أن جدار الخلية مرن إلى حدّ ما تحدث زيادة بسيطة فى حجم الخلية. بطبيعة الحال تحدث أيضاً زيادة فى ضغط الانتفاخ المائى للخلية. من الصعب ملاحظة أى اختلاف فى المظهر بين خلية نباتية فى محلول أيسوتونيك وخلية نباتية فى محلول هايبوتونيك. الزيادة البسيطة فى حجم الخلية فى محلول هايبوتونيك هى عموماً صغيرة جدّاً.

عادة الخلايا المنكمشة يمكن تنحية انكماشها. هذا يعنى أنه إذا وضعت خلية منكمشة فى محلول هايبوتونيك فإنها تستعيد إنتفاخها المائى. إنكماش

الخلية وانتفاخها يمكن مشاهدتهما فى توضيح واحد، إذا ما وضعت الخلية النباتية فى محلول هايبرتونيك حاوياً لمذاب بامكانه الانتشار ببطء خلال أغشية الخلية وفراغاتها. فى البداية يحدث انكماش للخلية نظراً للانتشار السريع جدّاً للماء عبر الغشائين. غير أنه بمرور الوقت تنفذ كمية كافية من المذاب إلى داخل الخلية بحيث يتعادل التركيز الأسموزى لعصارة الخلية مع مثيله للمحلول الخارجى؛ عندئذ يكون مظهر الخلية عادياً.

قياس الجهد الاسموزى Measurment of osmotic potential

درجة الغليان للمحلول المائى أعلى من مثيلها فى الماء النقى. ضغط بخار الماء فى محلول ما أقل من مثيله فى الماء النقى، والمحلول يتجمد عند درجة حرارة أقل (انخفاض درجة التجمد) من مثيلها للماء النقى. هذه العوامل تسمى الخواص المترابطة colligative properties للمحاليل متداخلة العلاقة ومدى تأثر كل عامل يتناسب طردياً مع عدد الجسيمات المذابة (جزيئات أو أيونات). هكذا قياس أى من هذه العوامل هو قياس غير مباشر للجهد الأسموزى. سبق وأن ذكرنا أن الجهد الأسموزى هو أحد الخواص المترابطة للمحاليل. عموماً هبوط ضغط البخار وارتفاع درجة الغليان لايستعملان لقياس الجهد الأسموزى لمحتويات الخلية. هبوط درجة التجمد لعصارات النباتات يمكن قياسها بدرجة كبيرة من الدقة. نظرياً الانخفاض فى درجة التجمد لمحلول تركيزه مولال واحد له جهد أسموزى مقداره —22,7 بار يمكن حسابه. المعادلة التى تربط بين هذين العاملين، انخفاض درجة التجمد والجهد الأسموزى من السهل الوصول إليها ويمكن استعمالها لايجاد الجهد الأسموزى لمحلول ما مجهول التركيز.

$$\psi_{س} = \frac{\Delta \times 22.7-}{1,86}$$

فى هذه المعادلة Δ هى الانخفاض المشاهد فى درجة تجمد المحلول مجهول التركيز. إذا استخرجت عصارة نبات ما ووجد أن انخفاض درجة تجمدها هو 1.395 فإن الجهد الأسموزى لهذا المحلول هو:

$$\psi_{س} = \frac{1.395 \times 22.7-}{1.86} = -17.025 \text{ بار}$$

ايجاد الجهد الأسموزى لمحلول ما بإيجاد درجة تجمده يسمى كرايسكوبى cryscopy وتسمى هذه التقنية طريقة كرايسكوبى.

يمكن الاستفادة من ظاهرة التبلزم لايجاد الجهد الأسموزى لمحتويات الخلية بأقل مجهود. تحضر سلسلة مدرجة من المحاليل جهودها الأسموزية ذات مدى معين، المحاليل (عادة محاليل سكروز) تحضر بطريقة تغطى الجهود الأسموزية المحتملة للخلايا المراد معاملتها. توضع أنسجة بشرة نبات ما فى محاليل مختلفة وبعد فترة زمنية توضع تحت المجهر. فحص الأنسجة الموضوعة فى المحاليل المختلفة سيبين كل الخلايا فى بعض الأنسجة منتفخة بالماء، معظم الخلايا فى أنسجة أخرى منكمشة وفى بعض ثالث حوالى 50% من الخلايا فى بداية الإنكماش (الانكماش الأولى incipient plasmolysis). عند الانكماش الأولى ضغط الانتفاخ المائى يساوى صفراً والجهد الأسموزى للخلية مساوٍ للجهد المائى للخلية ومساوٍ أيضاً للجهد الأسموزى للمحلول الخارجى.

التشرب Imbibiton

مازالت هناك طريقة أخرى تُدخل الماء للنبات هذه الطريقة تعرف باسم التشرب imbibition. كما هو الحال فى الأسموزس يمكن اعتبار التشرب نوع خاص من الانتشار حيث أن صاف حركة الماء هو فى إتجاه التدرج الانتشارى. إذا وضعنا مادّة نباتية جافة فى الماء يحدث انتفاخ ملحوظ يؤدّى فى بعض الأحيان إلى زيادة كبيرة فى الحجم. كل من لاحظ انتفاخ باب خشبى ما أو إطار نافذة خلال الفترات الطويلة من الجو الممطر عَرِف التشرب؛ الخشب الجاف شارب متميز جيد للماء.

ضغط هائل يتكون إذا ما وضعت مادة شاربة للماء فى حيز ضيق ثم سمح للماء أن يتشرب خلالها. على سبيل المثال إذا وضعت عُصِى خشبية جافة فى شق صغير فى صخرة ما ثم غمرت بالماء يتكون ضغطاً كافياً لقسم الصخرة.

الشروط الضرورية للتشرب Conditions necessary for imbibition

يظهر أن متطلبات حدوث التشرب شرطان:

1– وجود تدرج فى الجهد المائى بين المادة الشاربة للماء والسائل المتشرب.

2– وجود قابلية معينة بين مكونات الشارب للماء والمادّة المُتشرَّبة.

الموادّ النباتية الجافّة لها جهود مائية سالبية واسعة المدى. بناءًا عليه عند وضع هذه المواد فى الماء يتأسس جهد مائى عميق التدرج ويتحرك الماء بسرعة إلى داخل المادة النباتية. مع استمرار دخول الماء إلى هذه المادة الشاربة للماء يصير الجهد المائى للماء الموجود فى المادّة الشاربة للماء أقل سالبية حتى يتساوى فى النهاية مع مثيله للماء الخارجى. عند هذه النقطة يتأسس التعادل، يتوقف التشرب وينتقل الماء من وإلى المادّة النباتية بمقادير متساوية.

ليس من الضرورى للمادة الشاربة للماء أن تتشرب كل أنواع السوائل. مثلاً المواد النباتية الجافة المغمورة فى الإيثير لاتنتفخ بقدر كبير. من ناحية أخرى المطاط شارب للإيثير وينتفخ بقدر كبير عند غمره فيه غير أن المطاط غير شارب للماء. واضح إذاً أنه لابد من وجود قُوى تجاذب بين مكونات المادّة الشاربة والمادّة المتشربة.

الخلايا النباتية الحية والميتة كلاهما يحتوى على مقدار كبير من المواد شبه الغروية. البروتينات وعديدات الببتينات polypeptides أشباه غرويات محبة للماء ولذلك لهم جاذبية قوية للماء، بالاضافة تحتوى الخلايا النباتية على كميات كبيرة من الكربوهيدريتات على هيئة سليلوز ونشأ والتى ينجذب إليها الماء بقوة. التجمع المائى على أسطح أشباه الغرويات المحبة للماء هذه ذو أهمية بالغة لعملية التشرب. تشرّب البذور المتميزة بمحتويات عالية من المواد شبه الغروية للماء جيد جداً. حقاً أن معظم الماء الذى يدخل البذور خلال انباتها يأتى عن طريق التشرب. بوجود هذه المواد الماصة أو المحبة للماء يكون الجهد المائى لمنظومة بيولوجية ما أُكثر سالبية. يستخدم لهذه المواد أو

للقوى التى تولّدها اصطلاح جهد الحشوة matric potential. فى نقاش علاقات النبات المائية أستبدل الاصطلاح القديم الضغط التشربي imbibition pressure بإصطلاح جهد الحشوة. كما هو متوقع الجهد المائى للمواد النباتية الجافة مثل البذور ذو سالبية كبيرة.

جهد الحشوة Matric potential

جهد الحشوة مناظر للجهد الأسموزى أى أنه يمثل الضغط الأقصى والذى يمكن لمادّة شاربة أن تكونه إذا ماغمرت فى ماء نقى (1). الضغط الحقيقى الذى يتكون عندما تتشرب مادة ما الماء يمكن أن ينظر إليه كضغط انتفاخ مائى. آخذين فى الاعتبار الملاحظات المذكورة أعلاه، يمكننا استعمال المعادلة الآتية.

$$\psi_w = \psi_m + \psi_p \qquad \psi_{\text{م}} = \psi_{\text{حشوة}} + \psi_{\text{ض}}$$

هذه المعادلة، بطبيعة الحال، مشابه لتلك المستعملة فى المنظومات الأسموزية حيث الجهد المائى يساوى الجهد الأسموزى زائد ضغط الانتفاخ المائى. تذكر أن جهد الحشوة دائماً سالب. ضغط الانتفاخ المائى لايتكون فى مادة شاربة للماء غير محصورة. والمعادلة المذكورة أعلاه تحت هذه الظروف تبسط إلى:

$$\psi_w = \psi_m$$

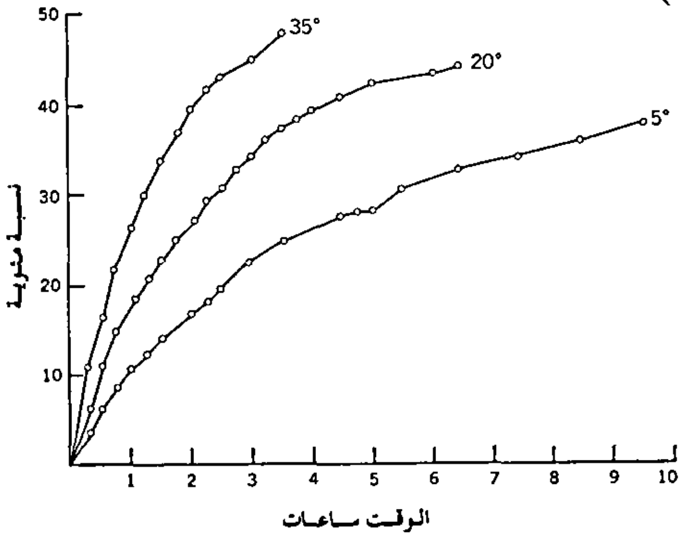
جهد الحشوة للبذور الجافة مثل بذور الزانتيم Xantuim ربما يصل إلى —1000 بار (3،2). إذا غمرت بذور مثل هذه فى ماء نقى الجهد المائى للمقدار الصغير جداً من الماء الذى تحتويه هذه البذور قد يقارب —1000 بار. بعد توقف التشرب يكون الجهد المائى للماء الخارجي والداخلى صفراً. من ناحية أخرى إذا غمرت بذور تحتوى على ماء جهده الأسموزى —500 بار فى محلول من كلوريد الصوديوم جهده الأسموزى —50 بار (الجهد المائى —50 بار) الجهد المائى للماء فى البذور عند التعادل سيكون —50 بار. الجهود المائية تتعادل بنفس طريقة تعادل الجهود الأسموزية.

العوامل المؤثّرة على معدل ومدى التشرب

Factors affecting the rate and extent of imbibition

الحرارة والجهد الأسموزى للمادّة المتشربة imbibed ذو تأثير أساسى على معدّل ومدى التشرب. الحرارة لاتؤثّر على مقدار الماء الداخل إلى المادّة الشاربة ولكن لها تأثير محدد على معدل التشرب الزيادة فى درجة الحرارة تزيد من معدل التشرب شكل (7-3).

مقدار الماء المتشرًّب ومعدل التَشرب كلاهما يتأثر بالجهد الأسموزى للمادة المتشرًّبة. إضافة مذيب ما إلى ماء نقى يسبب زيادة فى سالبية الجهد المائى. هذا يغير تدرج الجهد المائى بين محلول المادة والمادة الشاربة. هذا التدرج أقل عمقاً من تدرج الجهد المائى الذى يمكن أن يحدث إذا ماغمرت نفس المادة الشاربة فى ماء نقى. بالمثل النقص فى تدرج الجهد المائى ينقص معدل تشرب الماء. وكذلك مقدار الماء المُلْتَقِط. (شل (2) Shull) قدم بعض البيانات عن تأثيرات الجهد الأسموزى على تشرب بذور الزانتيم الجافة للماء (جدول 3-1).



شكل 7-3 : معدّل التشرب فى بذور Xanthium عند درجات حرارة مختلفة (م°).
(After C.A. Schull. 1920. Botan. Gaz. 69:361.)

جدول 3-1 : تشرب بذور Xanthium بالضغوط الأسموزية المختلفة.

الضغط الأسموزى (ضغط جوي)	الماء المتشرب بعد 48 ساعة % للوزن الجاف	التركيز المولارى (molar)
0.0	51.58	H_2O
3.8	46.33	0.1M NaCl
7.6	45.52	0.2M NaCl
11.4	42.05	0.3M NaCl
15.2	40.27	0.4M NaCl
19.0	38.98	0.5M NaCl
22.8	35.18	0.6M NaCl
26.6	32.85	0.7M NaCl
30.4	31.12	0.8M NaCl
34.2	29.79	0.9M NaCl
38.0	26.73	1.0M NaCl
72.0	18.55	2.0M NaCl
130.0	11.76	4.0M NaCl
375.0	6.35	ملح NaCl
965.0	—0.29	ملح LiCl

(After C.A. Schull. 1916. Botan. Gaz. 62:1.)

تغير الحجم والطاقة Volume and energy change

سبق وأن ذكرنا أن حجم مادّة شاربة ما يزداد بإزدياد التشرب. غير أن حجم المنظومة الكلي. (حجم الماء المغمور فى المادة الشاربة زائد حجم المادة الشاربة) دائماً أقل بعد التشرب منه قبل بدء التشرب هذا من السهل توضيحه وذلك بوضع بذور جافة فى مخبار مدرج ثم بقراءة الحجم الأولى ومن بعد بمقارنته بحجم المنظومة بعد توقف التشرب. سبب هذا هو أن جزيئات الماء المتجمعة على سطح المواد شبه الغروية الموجودة فى المادة الشاربة تشغل حيزاً ضيق نسبياً يترتب على ذلك تراص جزئيات الماء ونقص حجم المنظومة.

نتيجة للتجمع السطحى المتراص لجزيئات الماء يُفْقَد بعض من الطاقة الحركية لهذه الجزئيات على هيئة حرارة. بناءًا عليه التشرب يُنْتِجُ دائماً زيادة فى درجة الحرارة.

REFERENCES

1. Kramer, P. J. 1969. *Plant and soil water relationships.* New York: McGraw-Hill.
2. Schull, C. A. 1916. Measurement of the surface forces in soils. *Botan. Gaz.* 62:1.
3. Schull, C. A. 1920. Temperature and rate of moisture intake in seeds. *Botan. Gaz.* 69:361.

FOR FURTHER REFERENCE

1. Baron, W. M. M. 1967. *Water and plant life.* London: Heinemann Educational Books.
2. Dainty, J. 1963. Water relations of plant cells. In R. D. Preston, ed., *Advances in botanical research.* New York: Academic Press.
3. Kozlowski, T. T. 1964. *Water metabolism in plants.* New York: Harper and Row.
4. Slatyer, R. O. 1967. *Plant-water relationships.* New York: Academic Press.
5. Sutcliffe, J. 1968. *Plants and water.* London: Edward Arnold Publishers.
6. Taylor, S. A. 1968. Terminology in plant and soil water relations. In T. T. Kozlowski, ed., *Water deficits and plant growth.* New York: Academic Press.
7. Weatherley, P. E. 1970. Some aspects of water relations. In R. D. Preston, ed., *Advances in botanical research.* New York: Academic Press.

الفصل الرابع

النـتــح Transpiration

مـقــدمــة Introduction

سبق وأن ذكرنا أن الماء هو أكثر مكونات الأنسجة النباتية وفرة. بالرغم من ذلك النبات لايحتفظ إلّا بجزء بسيط من الماء الممتص والذى يمر عبر النبات خلال دورة حياته. كميات كبيرة من الماء تمتص من التربة باستمرار ثم تنتقل عبر النبات وتفقد فى الجو بدون أن تدخل فى أى مهمة ظاهرة. إحدى عجائب الطبيعة الضارة هو عدم كفاءة إقتصاد النبات للماء؛ بالرغم من أن النباتات تحتاج كميات كبيرة نسبياً من الماء لتعيش فإن الملامح التشريحية لتركيب أوراق النبات هى بكيفية تسمح وباستمرار بفقدان كميات كبيرة من الماء.

النـتــح Transpiration

يفقد النبات الماء أساساً على هيئة بخار مــاء من خلال عملية تسمى النتح. تمتص الجذور الماء من التربة ثم ينقل الماء عبر نسيج الخشب إلى خلايا أنسجة الأوراق. هذه الخلايا حية رقيقة الجدران ذات إلتحام غير متكامل مما ينتج عنه وفرة فى الفراغات التى بين الخلايا مكونة بذلك وضع مثالى لتبخر الماء من أسطح الخلايا. جزء من سطح بشرة الورقة مكون من عدد هائل من الثقوب المجهرية تسمى الثغور stomata. ثقوب هذه الثغور تفتح فى داخل فراغات الورقة التى بين الخلايا مكونة بذلك ممر متصل من داخل الورقة إلى المحيط الخارجى. باستطاعة المرء أن يتصور النتح كعمود ماء متصل مسحوب من التربة خلال الجذور فأوعيةالخشب فخلايا النسيج الورقى ومن ثم الثغور.

بالاضافة إلى النتح عن طريق الثغور، يُفْقَد الماء أيضاً كبخار من أسطح الأوراق

والسيقان العشبية ومن خلال العديسات lenticels، فتحات صغيرة فى النسيج الفلينى المغطّى للسيقان والأغصان. يسمى الأول نتح الكيوتيكيل cuticular transpiration ويسمى الثانى نتح العديسات lenticular transpiration . نتح الكيوتيكيل سمى بهذا الإسم لعلاقته بإنتشار بخار الماء خلال الكيوتيكيل وهو طبقة شبه شمعية من الكيوتين تغطى أسطح الأوراق. هذه الطبقة تعرقل كثيراً فقدان الماء وبدونها يصبح حفظ النبات للماء فى حكم المستحيل. بالرغم من أن الكيوتيكيل يعرقل فقدان الماء فهو منفذ إلى حدّ ما لبخار الماء. مدى النتح عن طريق الكيوتيكيل فى أصناف النباتات مختلف بدرجات كبيرة. هذا النوع من النتح فى النباتات المحملة بطبقة سميكة من الكيوتين غير ذو أهمية. غير أن النباتات ذات طبقة الكيوتين الرفيعة قد تعانى عجز مائى ضار عندما تسوء الظروف الملائمة للنتح العالى. عموماً طبقة الكيوتين اسمك فى أوراق النباتات المعرضة للشمس وأوراق النباتات الجافة بالمقارنة مع أوراق نباتات البيئات الرطبة.

مقدار الماء المفقود من خلال نتح الكيوتيكيل والعديسات غير ذو أهمية بالمقارنة مع مقدار الماء المفقود من خلال نتح الثغور. فى الحالات الجافة جدّاً فقط، عندما تقفل الثغور، يمكن اعتبار الماء المفقود من خلال الكيوتيكيل والعديسات مهماً. إلّا أن نتح العديسات ربما يسبب بعض الجفاف فى الأشجار التى تسقط أوراقها فى بداية الشتاء. خلال الشتاء البارد امتصاص الجذور للماء أقل مايمكن وهذا يزيد من أهمية نتح العديسات.

مقدار النتح Magnitude of transpiration

سبق وأن ذكرنا أن مقدار الماء الذى يستعمله النبات صغير بالمقارنة مع الكميات الكبيرة المتبخرة. معدلات النتح لبعض النباتات العشبية هى بحق ذات مقادير عالية قد تمكن النبات فى الظروف الملائمة من استبدال كل محتوياته من الماء خلال يوم واحد (43). قدرت كميات الماء الذى ينتحها نبات ذرة مثلاً بمايقارب 54 جالوناً من الماء فى فصل نمو واحد. بهذا المعدّل يمكن لفدان واحد من الذرة أن ينتج مايعادل 15 بوصة من الماء خلال فصل نمو واحد. كمية الماء المفقودة تختلف من نبات لآخر كما هو موضح فى جدول 4-1.

جدول 4-1 : الماء المفقود من كل نبات من خلال النتح وذلك بالنسبة لخمسة أنـواع من النباتات خلال فصل النمو.

نوع النبات	النتح خلال فصل النمو، جالون
بازلاء البقرة	13
البطاطس الايرلندى	25
القمح الشتوى	25
الطماطم	34
الذرة	54

"Reprinted with permission of the Macmillan Company from Fundamentals of plant Physiology, by J.F. Ferry and H.S. Ward. Copyright 1957, The Macmillan Company.

كوزلوويسكى (31) Kozlowsky ناقش موضوع فقدان النباتات للمـاء وذكـر معلومات مستقات من عدّة أبحاث تؤكّد بشكل درامى على كميات الماء الهائلة التى تفقدها الغابات والأشجار. غابة متوسطـة الحجـم فى جنـوب الولايـات المتحدة مثـلاً يمكـن أن تفقـد 8000 جالـون ماء لكـل فدان فى كل يوم (45). كامينجو Cummingo (10) قدر أن شجرة واحدة من أشجار ميبل الفضيـة silver maple ارتفاعها 48 قدماً نامية فى الحقل يمكن أن تنتح 48 جالوناً فى كل ساعة.

الأرقام المذكورة أعلاه تبين أهمية الإدارة فى الممارسات الزراعية. الخسائر الاقتصادية التى سببها ضيـاع المحاصيـل خلال فتـرات الجفـاف الطويلـة هى خسائر ضخمة. هذه المشكلة فى عالم جائع هى من الأهمية بمكان.

قياس النتح Measurment of transpiration

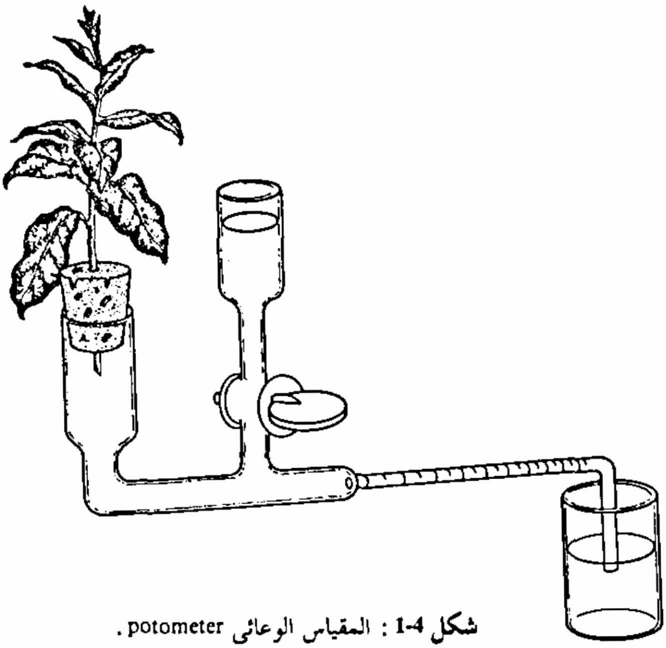
تستخدم عدة طرق لقياس النتح. عادة هذه الطرق إما أن تكون ذات علاقة بقياس الماء الممتص أو بقياس بخار الماء الذى ينتحه النبات. الطريقة الأولـى تستفيـد من التطابـق الـذى يحـدث فى معظـم الأحيـان بيـن معـدلات النتـح والامتصاص. إلّا أنه هناك عدّة استثناءات لهذه القاعدة.

طريقة الوزن Weighing method : أبسط طرق قياس النتح ربما لا تتعدى وزن نبات نام فى أص عند بداية وعند نهاية فترة زمنية معروفة. يجب تغطية سطح التربة كما يجب تغليف الأص بمادّة عازلة للماء مثل رقائق الألومنيوم وذلك لمنع التبخر من سطح غير سطح النبات. فقدان النبات للوزن خلال فترة زمنية قصيرة فى معظمه سببه النتح. الزيادة أو النقص فى الوزن الناتج عن البناء الضوئى أو التنفس غير مهم واستعمال هذه الطريقة مقصور على نباتات صغيرة يمكن تنميتها فى أصص.

نتح أجزاء مقطوعة من النباتات مثل الأوراق، الفاكهة، الأفرع، الخ ثم قياسه. يقطع جزء من النبات ثم يوزن بسرعة وبعد فترة زمنية قصيرة يوزن مرّة ثانية. بالرغم من أنه يمكن مقارنة معدلات النتح النسبية بهذه الطريقة، نتح عضو مبتور كثيراً ماينحرف عن النتح العادى للنبات السليم. فى المراحل الأولى معدلات نتح عضو مبتور ربما تزيد عن المعدلات العادية، وذلك لاحتمال اطلاق سراح التوترات فى القنوات الخشبية. إلّا أنه بعد فترة زمنية وجيزة تنخفض معدلات النتح نظراً لنقص المحتويات المائية للأنسجة ولقفل الثغور وللتغيرات فى النفادية إلخ.

طريقة المقياس الوعائى Potometer method : طريقة المقياس الوعائى تستفيد من حقيقة أن معدل امتصاص الماء عموماً قريب جدّاً من معدل النتح. يثبت نوع من نبات الكوليس أو الجرانيم أو أى نبات آخر ملائم فى وعاء زجاجى محكم مملوء بالماء. هذا الوعاء الزجاجى له منفذان، أنبوبة شعرية مدرجة وخزان ماء (شكل 4-1).

قبل البدء فى قياس معدل النتح (بدقة أكثر معدل الامتصاص) يملأ الجهاز بأكمله بالماء وبحيث تطرد كل الفراغات الهوائية الموجودة. يمكن انجاز هذا بتحريك الصمام الذى يتحكم فى إنسياب الماء من الخزان إلى الوعاء. بعد ذلك توضع فقاعة هوائية فى الأنبوبة الشعرية. مع بداية النتح تتحرك الفقاعة الهوائية داخل الأنبوبة الشعرية معطية بذلك مقياساً لمعدّل النتح. المقياس الوعائى مثالى لملاحظة تأثيرات عوامل البيئة المختلفة (درجة الحرارة، ضوء، حركة الهواء)



شكل 1-4 : المقياس الوعائى potometer.

على معدلات النتح، إلّا أن الاعتماد عليه محدود نظراً لأن مايقيسه فعلاً هو الماء الممتص وليس النتح؛ تحت بعض الظروف يختلف الاثنان كثيراً.

طريقة كلوريد الكوبالت Cobalt chloride method : فى هذه الطريقة التغير فى اللون هو الدال على النتح وليس التغير فى الوزن. تُحمّل أقراص أوراق ترشيح بمحلول 3% كلوريد الكوبالت ضعيف الحامضية وتجفف بإتقان. الأوراق الجافة المعاملة بهذه الطريقة ذات لون أزرق وبتعريضها للهواء الرطب تتغير بالتدريج إلى اللون الوردى. بالمثل عند تعريضها لسطح ورقة منتح يتغير لون الورقة المعاملة بكلوريد الكوبالت تدريجياً من الأزرق إلى الوردى. معدل تغير اللون دالّة لمعدّل النتح.

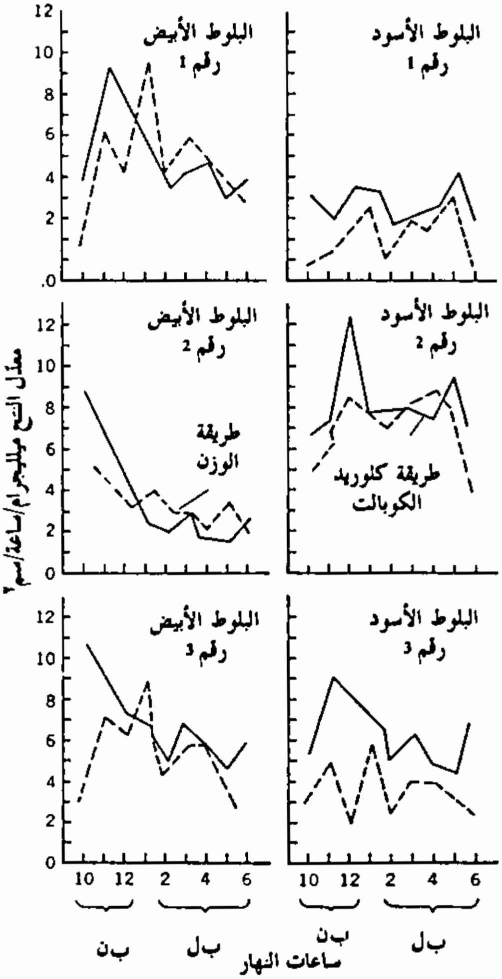
طريقة كلوريد الكوبالت يمكن استعمالها فقط لقياس معدلات النتح النسبية للنباتات المختلفة. بالنظر إلى تحورات الظروف البيئية المختلفة، معدلات النتح المتحصل عليها بهذه الطريقة منحرفة كثيراً عن معدلات النتح الحقيقية. سطح ورقة النبات المغطى بورقة الترشيح معرض لهواء ساكن، لضوء مُختزل، ولتدرج

ضغط بخارى أعمق.

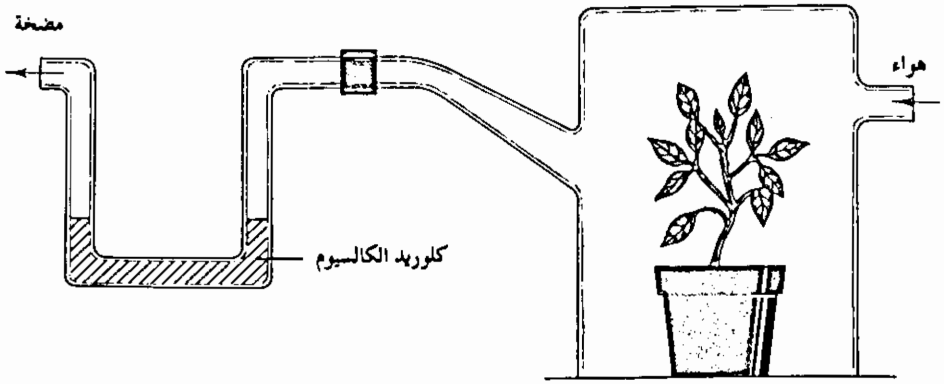
مقارنة لمعدّلات نتح مقاسة بطريقتى الوزن وكلوريد الكوبالت مبينة فى شكل 2-4. يلاحظ بعض التوافق فى حالات قليلة لكن عادة ماتعطى الطريقتان نتائج مختلفة تماماً.

قياس النتح بتجميع بخار الماء ثم وزنه Measuring transpiration by collecting and weighing water vapor:

بقياس النتح يوضع النبات فى حاوية زجاجية بحيث يمكن التقاط بخار الماء



شكل 2-4 : مقارنة بين طريقتي الوزن وكلوريد الكوبالت كقياسات للنتح فى ثلاثة نباتات بلوط أبيض وأسود مختلفة. الخطوط المتجزئة تمثل طريقة الوزن والخطوط المتصلة تمثل طريقة كلوريد الكوبالت.
ب ن = بعد منتصف النهار، ب ل = بعد منتصف الليل.
(After L.F. Bailey et al. 1952. Plant Physiol. 27:536).



شكل 3-4 : جهاز لقياس النتح. يسحب هواء معلوم محتوياته البخارية على نبات ناتح ومن ثم خلال كلوريد الكالسيوم الماص للماء. الشرح يوضح كيفية استعمال النتائج المتحصل عليها لحساب معدّلات النتح.

ووزنه (شكل 3-4). يحسب مايحتويه الهواء من بخار. يمرر الهواء على النبات من خلال فتحة فى الحاوية الزجاجية ثم يمرر أيضاً وقبل خروجه على مادّة ماصة للماء، مثل كلوريد الكالسيوم اللامائى، موزونة سلفاً. تيار الهواء المستمر المار فوق النبات يحفظ محتويات الهواء البخارية داخل الحاوية متساوية تقريباً مع مثيلها خارج الحاوية. يقاس مايحتويه الهواء الممرر على النبات من بخار بتمريره خلال نفس الجهاز بدون النبات. الفرق بين وزنى كلوريد الكالسيوم قبل وبعد تمرير الهواء خلاله هو مقياس لما يحتويه الهواء من بخار. الفرق بين وزن كلوريد الكالسيوم المستقبل للهواء الممرر على النبات ووزن كلوريد الكالسيوم المستقبل للهواء فى الجهاز دون النبات هو مقياس للنتح.

ميكانيكية الثغور The stomatal mechanism

يحتوى سطح بشرة الورقة على عدد كبير من الثقوب تسمى الثغور. الثغور مجهرية وتحدها خليتا بشرة متخصصتان تتحكمان فى فتح وقفل الثغور وتسميان الخليتان الحارستان عندما يكون ثقب الثغر مفتوحاً تماماً يكون عرضه من 3 إلى 12 ميكرون وطوله من 10 إلى 40 ميكرون(33). سطح ورقة ما قد

يحتوى، طبقاً لنوع النبات، على 1000 إلى 60,000 ثغر لكل سنتيمتر مربع. بالرغم من كبر هذا العدد فتحات الثغور صغيرة جدّاً لدرجة أن كل المساحة التى تشغلها الثغور وهى مفتوحة كلياً لاتتجاوز 1 إلى 2% من السطح الكلى للورقة. توجد الثغور بوفرة أكثر على السطح السفلى للأوراق. إلّا أنها توجد فى كثير من النباتات على السطحين (جدول 4-2).

باستثناء بعض النباتات المائية كل مغطاة البذور ومعرات البذور تحتوى على ثغور(14). ثغور فعالة وجدت أيضاً فى السايكيدات cycads (53) الفيرنز ferns (68)، ذيل الحصانيات horsetails (19)، الحزازيات القائمة والمنبطحة liverworts and mosses (18). يظهر أن الثغور واسعة الانتشار فى المملكة النباتية؛ الطحالب والفطريات هما المجموعتان الوحيدتان اللتان لايوجد بهما ثغور. بالاضافة أشار جوتنبيرج Guttenberg (18) إلى أن التركيب الأساسى لكل الثغور متشابه بغض النظر عن نوع النبات.

جدول 4-2: عدد الثغور لكل سنتيمتر مربع من سطح الورقة.

النبات	البشرة العليا	البشرة السفلى
تفاح (Pyrus malus)	لاشيء	38,760
فاصولياء (Phaseolus vulgaris)	4,031	24,806
ذرة (Zea mays)	6,047	9,922
بلوط (Quercus relutina)	لاشيء	58,140
برتقال (Citrus sinensis)	لاشيء	44,961
القرع (Cucurbita pepo)	2,791	27,132
عباد الشمس (Helianthus annuus)	8,527	15,504

After C.L. Wilson and W.E. Loomis. 1962 Botany. Holt, Rinehart & Winston, New York.

حركة الثغور Stomatal movement

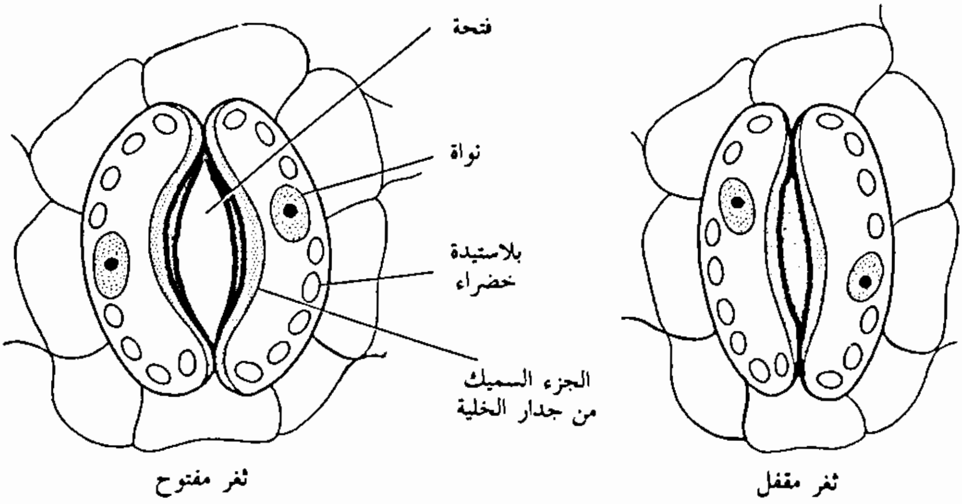
ميكانيكية فتح وقفل الثغور كانت ومازالت موضوع العديد من الأبحاث،

عموماً ماهو معلوم هو أن حركة الثغور هى استجابة مباشرة للزيادة أو للنقص فى الجهد الأسموزى للخلايا الحارسة. التغيرات فى الجهد المائى الناتجة عن هذه التغيرات الأسموزية تسبب انتقال الماء من وإلى الخلايا الحارسة مسببة بذلك تمدد (إنتفاخ مائى) أو إرتخاء هذه الخلايا. عندما تكون الخلايا الحارسة منتفخة بالماء تكون الثغور مفتوحة وعندما تكون رخوة تكون الثغور مقفلة. لإنجاز حركة الماء هذه لابد من حدوث تبادل بين الخلايا الحارسة وخلايا البشرة والنسيج الوسطى للورقة المحيطة بهم.

تكون جهد اسموزى أكثر سالبية فى الخلايا الحارسة يسبب تكون تدرج فى الجهد المائى بين الخلايا الحارسة والخلايا المجاورة. ينتشر الماء إلى داخل الخلايا الحارسة مسبباً زيادة فى انتفاخهم المائى. تكُون جهد اسموزى أقل سالبية فى الخلايا الحارسة يسبب بطبيعة الحال تكون تدرج مائى فى الاتجاه المعاكس وإنسياب الماء من الخلايا الحارسة إلى الخلايا المجاورة. العوامل المسببة للتغيرات فى الجهد الأسموزى للخلايا ستناقش فى فصل لاحق.

تشريح وعلم خلايا الثغور Anatomy and cytology of stomates : التغيرات فى الانتفاخ المائى هى التى تهىء القوة المحركة لقفل وفتح الثغور، أحد الملامح غير العادية لجدران الخلايا الحارسة هو السبب فى فتح الثغور بطريقة معينة. الجدار الخلوى المجاور لفتحة الثغر أسمك وأكثر صلابة من الجدار المجاور لخلايا البشرة. زيادة ضغط الانتفاخ المائى يسبب تمدداً فى الجزء الأكثر مرونة من جدار الخلية الحارسة أكبر نسبياً بالمقارنة مع الجدار الأكثر صلابة المحيط بفتحة الثغر. هذا ينتج عنه تكون فتحة بيضاوية بين كل خليتين حارستين (شكل 4-4).

مظهر الخلية الحارسة ذو خواص تختلف عن خواص خلايا البشرة المجاورة. بالاضافة الخلايا الحارسة لبعض النباتات على الأخص النجيليات مصحوبة بخلايا بشرة مظهرها، مثل الخلايا الحارسة، يختلف عن بقية خلايا البشرة. هذه الخلايا تسمى الخلايا المرافقة، الخلايا المدعّمة، أو الخلايا المكمّلة.



شكل 4-4 : الجدار الخلوى المحيط بفتحة الثغر أسمك من مثيله الملاصق للخلايا المحيطة. لاحظ أن الخلايا الحارسة تحتوى على بلاستيدات خضراء.

خاصيّة أخرى مميزة للخلايا الحارسة هى احتوائها للبلاستيدات الخضراء بينما تتميز خلايا البشرة بعدم احتوائها على بلاستيدات خضراء. طيف الامتصاص للبلاستيدات الخضراء الحارسة الناتج عن قياسات طيفية دقيقة، لكل من كلوروفيل آ وكلوروفيل ب(69)، مشابه لمثيله فى البلاستيدات الخضراء للنسيج الوسطى للورقة. براهين قوية تدل على حدوث البناء الضوئى فى الخلايا الحارسة ولكن بمعدل أقل (13، 54، 55). سنناقش فيما بعد فى هذا الفصل أهمية البناء الضوئى للخلايا الحارسة وعلاقته بفتح وقفل الثغور.

القدرة الانتشارية للثغور Diffusive capacity of stomata : يمكن النظر إلى فتحات الثغور كموانىء للتبادل بين البيئة الخارجية والأنسجة الداخلية للورقة. لذلك فإن العوامل الفيزيائية المؤثّرة على إنتشار بخار الماء خلال هذه الفتحات مهمة فى دراسة النتح. علينا فى البداية الأخذ فى الاعتبار الكفاءة العالية لانتشار بخار الماء خلال فتحات الثغور. بالرغم من أن مجموع مساحة هذه الفتحات وهى مفتوحة تمثل فقط 1-2% من المساحة الكلية للورقة، إنتشار بخار الماء خلال فتحات الثغور يزيد عادة 50% عن التبخر من سطح مائى حر (34، 60). أحد الأمثلة

المتطرّفة ذَكَرَهُ استافيلت Stafelt (57) الذى أدعى أن ورقة بيرك Betula pubescens تنتح، تحت الظروف المثالية، بمعدل يزيد عن 60% من التبخر الناتج من سطح مائى ذو مساحة مساوية.

التحقيقات الأولية الذى قام بها براون وأسكومب Brown and Escombe عن انتشار CO_2 خلال ثقوب دائرية مفصولة عن بعضها أعطت أول تلميح عن السبب فى كون الانتشار خلال الفتحات الصغيرة أكثر كفاءة من التبخر من سطح مفتوح. وجد أن الانتشار خلال الفتحات الدائرية الصغيرة يتناسب تقريباً مع محيط أو قطر الفتحة أكثر من تناسبه مع مساحة الفتحة. هٰذه القاعدة العامة دُعمت منذ نشأتها وحتى الآن بأبحاث الكثير من العاملين (63،60،51) جدول 3-4 يوضح بيانات عن هذا الموضوع تحصّل عليها سايرى Sayre (51). تحليل البيانات الموضحة فى جدول 3-4 يؤيّد بقوة ملاحظات براون واسكوب. مساحة أصغر فتحة (0.01) هى 1% من مساحة أكبر فتحة (1.00) ومحيط أصغر فتحة (0,13) هو 13% من محيط أكبر فتحة. كمية الماء المفقود من الفتحة الصغيرة 14% من الكمية المفقودة من الفتحة الأكبر.

جدول 3-4 : انتشار بخار الماء خلال فتحات صغيرة تحت ظروف موحدة*.

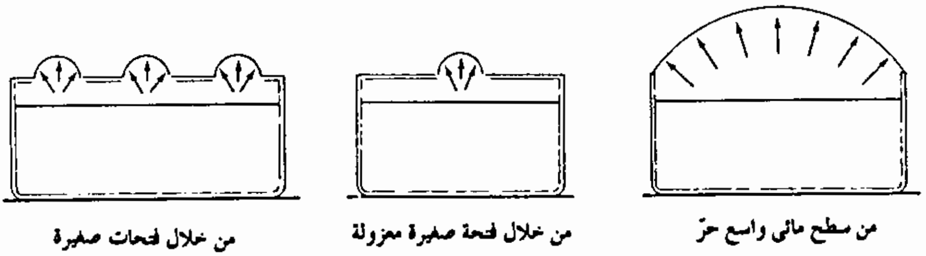
قطر الفتحات مم	بخار الماء المفقود جرام	المقادير النسبية للماء المفقود	المساحات النسبية للفتحات	المحيطات النسبية للفتحات
2.64	2.655	1.00	1.00	1.00
1.60	1.583	0.59	0.37	0.61
0.95	0.928	0.35	0.13	0.36
0.81	0.762	0.29	0.09	0.31
0.48	0.455	0.17	0.03	0.18
0.35	0.364	0.14	0.01	0.13

* After J.D. Sayre 1962. Ohio J. Sci 26:233

لماذا انتشار بخار الماء خلال الثقوب الصغيرة أسرع بكثير من انتشاره من سطح مائى واسع حرّ؟ فى كلا الحالتين هناك إزدياد فى تركيز بخار الماء فوق

السطح المتبخّر مُنقصاً تدرج ضغط البخار. هذا بدوره ينقص معدل الانتشار. إلّا أنه فوق أى سطح مائى متسع حرّ يتجمع بخار الماء على هيئة طبقات أو أغطية متعددة (شكل 4-5). تحت هذه الظروف غطاء كثيف من بخار الماء يغطى حتماً سطح الماء منقصاً تدرج ضغط البخار فوق السطح كله. الانتشار الوحيد القيم هو الذى سيحدث حول المحيط حيث التعرض لأقل مقاومة من بخار الماء فى الهواء. إلّا أن مقدار هذا لانتشار المحيطى عند مقارنته مع الانتشار من السطح الكلى لاقيمة له نسبياً. إنتشار الماء خلال ثقب معزول صغير يكون أيضاً غطاء انتشار وينقص تدرج بخار الماء (شكل 4-5). غير أنه فى هذه الحالة «الانتشار المحيطي» ذو قيمة أكثر بكثير حيث أن محيط أسطح الثقب يصير أكبر بالنسبة إلى مساحة السطح وذلك كلما أصبح السطح صغيراً. بناءاً عليه كلما صغر الثقب كلما زاد تناسب الانتشار خلاله قرباً من محيطه.

الآن لنفترض أننا أخذنا سطح مائى مغطى بغشاء حاوياً لثقوب صغيرة عديدة. لنقل أيضاً أن هذه الثقوب بعيدة عن بعضها بما يكفى لعدم تداخل طبقاتها الانتشارية (شكل 4-5). مايمكن استعابه، تحت هذه الظروف هو أن مقدار بخار الماء المنتشر خلال غشاء متعدد الثقوب والذى مساحة ثقوبه تحتل فقط جزءاً صغيراً من مساحة سطح الماء المغطى، يكون مساوياً لمقدار بخار الماء المنتشر من نفس سطح الماء غير المغطى. هذه الحالة الافتراضية مناظرة لحالة الماء المنتشر خلال ثغور ورقة ما. واضح أن الثغور وهى مفتوحة لاتعيق انتشار بخار الماء من داخل الورقة إلى خارجها.



شكل 4-5 : انتشار بخار الماء.

العوامل المؤثّرة فى حركة الثغور Factors affecting stomatal movement

العوامل البيئية الأكثر تأثيراً على فتح وقفل الثغور هى الضوء، الماء، تركيز CO_2 ودرجة الحرارة.

الضـوء Light : عموماً ثغور ورقة ما تفتح عند تعرضها للضوء وتبقى، تحت الاضاءة المستمرة وفى غياب العوامل الأخرى المحدّدة، مفتوحة. عند عودة الظلام تقفل الثغور. كمية الضوء اللازمة للحصول على الحد الأقصى من انفتاح الثغور تختلف باختلاف النبات ولكنها عادة أقل بكثير من الضوء اللازم للحد الأقصى للبناء الضوئى. مثلاً شدّة إضاءة مقدارها 250 شمعة–قدم هو كل مايلزم للحصول على الحدّ الأقصى من انفتاح الثغور فى نسيج ورقة التبغ (71). شدّة اضاءة أكثر ارتفاعاً لازمة للحصول حتى على معدّل متوسط للبناء الضوئى فى هذه النبات. حقاً ثغور بعض أصناف من النباتات يمكن أن تفتح تحت تأثير ضوء القمر الساطع.

هناك العديد من الاستثناءات للقاعدة العامة أن الثغور المعرضة للضوء تبقى مفتوحة بينما تبقى الثغور فى الظلام مقفلة. ثغور بعض النباتات تقفل بعد مدّة مايقرب من ثلاث ساعات بعد غروب الشمس. البطاطا، القرع، البصل، الكرنب أمثلة لنباتات لها هذه النوع من الثغور. إلّا أن ثغورهم يمكن أن تقفل حتى عند منتصف النهار إذا ذُبلت النباتات. ثغور ذيل الحصانيات Equisetum تبقى مفتوحة حتى تحت ظروف الذبول الحادّة (34). ثغور معظم نباتات الحبوب تفتح فقط لمدّة ساعة أو ساعتين خلال النهار. فى الحقيقة ذكر براون وبرات Brown and Pratt (7) أن الكثير من النجيليات المستوطنة للمناطق الجافة تحمل ثغوراً لا تفتح أبداً طبقاً لقاعدة معينة.

دلت دراسة حول تأثير أطوال موجات الضوء على فتح ثغور ورقة التبغ على أن بعض أطوال موجات أكثر تأثيراً من غيرها زيليتخ وكويبر Zelitch and Kuiper (72) اكتشفا أن الثغور لاتفتح عند تعرضها للأشعة فوق البنفسجية أو الحمراء البعيدة. لكنها تفتح بتعريضها لألوان الطيف الحمراء والزرقاء وتقفل بتعريضها

للمنطقة الخضراء. نفس النتائج من حيث الأساس تم الحصول عليها فى نباتات سينيسو Senecio. يلاحظ أن استجابة الثغور لأطوال الموجات المختلفة تحمل شبهـا للطيـف الفعـال بالنسبـة للأدينوسيـن ثلاثـى الفوسفـيت (ATP). فى البلاستيدات الخضراء المفصولة (5) سنرى فيما بعـد أن ATP ذو علاقـة وثيقـة بفتح وقفل الثغور.

كيف يُنْجَز تأثير الضوء على الثغور؟ البحاث الأوائل عالجوا المشكلة بمـا أظهرها بطريقة منطقية. أفترضوا أن الخلايـا الحـارسة، عنـد تعرضهـا للضوء والدفء تزيد، عن طريق البناء الضوئى من انتاجها للمواد النشطة اسموزياً مسببة بذلك فتح الثغور. إلّا أن البناء الضوئى، كما ذكر سابقاً، يحدث فى الخلايـا الحارسة بمعدّل مُخْتَزَل ولايمكن بكل تأكيد أن يكون سبباً فى كل مايحتاج إليه من مواد نشطة أسموزياً لازمة لاستجابة الثغور للضوء.

لاحظ الكثير من البحاث أن محتويات الخلايا الحارسة من النشأ مرتفعة فى الظـلام ومنخـفضة فى الضوء (35،36،51). هذا مسلك غريب جدّاً حيث أنـه لوحظ تأثير معاكس تماماً فى خلايـا البشرة الأخـرى وفـى خلايـا النسيجيـن العمادى والأسفنجيى.

سايرى Sayre لاحـظ أيضاً فى تجاربـه مع نبـات Rumex patientia أن فتـح وقفل الثغور حساس للتغيرات فى تركيز pH. عموماً الـpH العالية تساعد على فتح الثغور والـpH المنخفضة تقفلها. لوحظ فيما بعد أن إضاءة الخلايا الحارسة فى كثير من أصناف النباتات ينتج عنها زيـادة فى الــpH والعـودة إلـى الظـلام تسبب انخفاض الـpH فى الخلايـا الحـارسة (52،56). الــpH العاليـة يصاحبهـا نقصان في النشأ وزيادة في السكريات المُخْتزِلة (نشطة اسموزياً) مما ينتج عنه زيادة في الانتفاخ المائى. عند خفض الـpH كانت الاستجابات عكسية. يظهر أن هذه المشكلة قد حلت حيث تحصّل يِينْ وتَنْجْ Yin and Tung على مايثبت وجود الأنزيم فوسفوريليز في البلاستيـدات الـخضراء (70). هذا الأنزيـم يحفـز التفاعل.

$$\text{نشاء + فوسفيت غير عضوي} \underset{pH\,5}{\overset{\text{فوسفوريليز}\; pH7}{\rightleftarrows}} \text{جليكوز–١–فوسفيت}$$

نقطة التعادل في هذا التفاعل تعتمد على الـpH التي يحدث فيها التفاعل. عند الـpH العالية (pH7) وفي وجود الفوسفيت غير العضوي يحدث تحلل مائى للنشأ ويتكون جليكوز-١-فوسفيت. عند الـpH المنخفضة (pH5) يحدث تكون للنشأ من الجليكوز-١-فوسفيت. حيث أن النشأ لافعالية اسموزية له وأن جليكوز-١-فوسفيت فعال اسموزياً اعتبر التفاعل المذكور أعلاه تفسيراً لتأثير الـpH على الثغور. الأبحاث الحديثة بينت أن الدور الأساسى للفوسفوريليز هو تفتيت النشأ لاتكوينه (38). ربما هناك أنزيم آخر لم يكتشف بعد موجود في الخلايا الحارسة يحفز تكوين النشأ عند الـpH المنخفضة.

استيوارد Steward (58) انتقد البرنامج المذكور أعلاه وأشار إلى أنه إذا لم يتم تحويل جليكوز-١-فوسفيت إلى جليكوز وفوسفيت غير عضوي لايحدث تغير ملحوظ في الضغط الأسموزي. الفوسفيت الغير عضوي على يمين المعادلة المبينة أعلاه فعال أسموزياً كفعالية جليكوز-١-فوسفيت. أستيوارد قدم البرنامج الموضح في شكل 4-6.

طبقاً لبرنامج استيوارد يتطلب قفل الثغور طاقة أيضية عتلى هيئة ATP. هذا يتطلب وجود الاكسجين إلّا أنه في نبات القمح على الأقل قفل الثغور تسهّله الظروف اللاهوائيه (23).

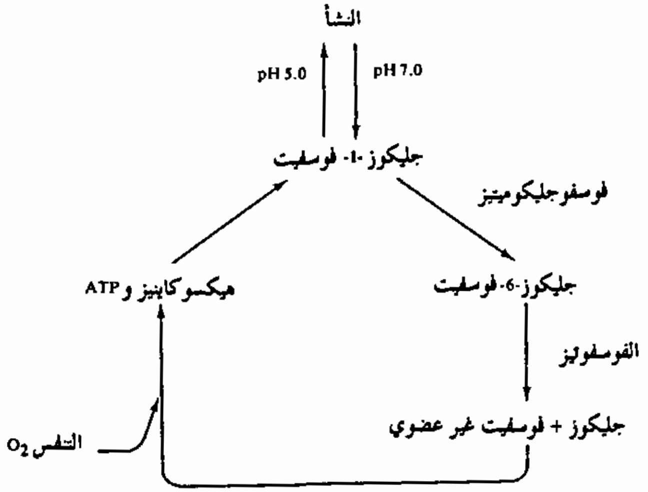
تغيرات الـpH في الخلايا الحارسة المتأثرة بالضوء يُعتقد أنها تحدث نتيجة للبناء الضوئى. خفض تركيز CO_2 (حامض) في الخلايا الحارسة والأنسجة المجاورة نتيجة لاستعماله في البناء الضوئى يسبب ارتفاعاً في الـpH. عند العودة إلى الظلام يتوقف البناء الضوئى ويرتفع تركيز CO_2 كنتيجة للتنفس. هذا ينتج عنه نقص في الـpH.

لاأحد يعلم فيما إذا كان تأثير الضوء على فتح وقفل الثغور يمكن شرحه بالبساطة الموضحة فى النقاش أعلاه. عُرِض المزيد من التوضيحات الأخرى المعقدة، لكن الافتراضية المذكورة أعلاه كان لها النصيب الأكثر من الاتباع.

العجز المائى وحركة الثغور Water deficit and stomatal movement : كلما زاد معدل النتح عن معدل الامتصاص لأي فترة زمنية، يتكون عجز مائى في النبات.

هذا قد يحدث حتى تحت ظروف ملاءمة جدّاً لامتصاص الماء وعادة ينتج عنه مايسمى بالذبول الأولى incipient wilting-بالرغم من أن الذبول قد بدأ في الأوراق فهو لا يرى بالعين. تكوُن عجز مائى داخلى فى نبات مايسبب تَدَرُّج عجز الضغط الانتشاري بين الخلايا الحارسة وخلايا النسيجين العمادى والاسفنجي وخلايا البشرة المجاورة للخلايا الحارسة. هذا التدرّج يساعد على انتقال الماء إلى خارج الخلايا الحارسة وبالتالى إنقاص الانتفاخ المائى مما ينتج عنه القفل الجزئى أو الكلي للثغور.

يظهر أن تكون العجز المائى في نبات ما يسبب تغيرات كيميائية فى الخلايا الحارسة. هذا وضحته أبحاث يِيم و ويليس Yemm and Willis (69) بطريقة جيدة. عَرّض هذا الباحثان نباتات <u>Chrysanthemu maximum</u> منماة في الحقل إلى درجات مختلفة من العجز المائى ولاحظ أن الثغور التى تفتحت مع ضوء الصباح المبكر انغلقت بسبب العجز المائى. كلما زادت درجة عجز الماء كلما أسرعت الثغور بالقفل. إلّا أن ماهو أكثر أهمية كان اكتشافهما أنه تحت الظروف المسببة للعجز المائى الداخلى تزداد المحتويات النشوية للخلايا



شكل 6-4 : التفاعلات الأيضية ذات العلاقة بفتح وقفل الثغور. لاحظ أن التفاعلات المؤدّية للقفل تحتاج للأكسجين وللطاقة. بينما لاتحتاج التفاعل المؤدّية للفتح لذلك.

(After F.C. Steward. 1964. Plants at work. Reading, Mass: Addison-Wesley.)

الحارسة. من المهم أن نلاحظ هنا أنه تحت نفس الظروف (الذبول) يتحلل نشأ خلايا النسيجين العمادى والاسفنجى مائياً وبسرعة (25). هذا يزيد من عجز ضغطهم الانتشاري مما يمكنهم من سحب الماء من الخلايا الحارسة القريبة.

دلت بعض البراهين على أنه تحت ظروف العجز المائى تكون الثغور أكثر حساسية للعوامل الأخرى المؤثّرة في حركتهم. مثلاً تعرّض ورقة نبات Pelargonium للهواء الجاف يزيد من قفل الثغور نتيجة لـCO_2 (20) والظلمة (50، 64). من ناحية أخرى الإنفتاح الذي سببه الضوء أو الهواء من CO_2 يحدث بسرعة أكثر.

تركيز Co_2 وحركة الثغور CO$_2$ concentration and stomatal movement : الثغور حساسة جدّاً للتغيرات فى تركيز CO_2. مثلاً تحت الظروف التجريبية يمكن أن يحدث فتح للثغور حتى في الظلام وذلك باختزال بَين لتركيزCO_2 الموجود في الهواء العادي(42، 48، 59). من ناحية أخرى الزيادة في تركيزCO_2 عما هو موجود عليه في الهواء يسبب قفل الثغور حتى في الضوء. حقاً، يمكن قفل الثغور بمجرد تعرض الأوراق لهواء الزفير (39). الميكانيكية الفعلية (تغير الـpH) التي عن طريقها يؤثّر تركيزCO_2 فى حركة الثغور سبق نقاشها.

يظهر أن تركيز CO_2 فى الفراغات بين الخلايا فى الورقة أكثر تحكماً فى حركة الثغور من تركيز CO_2 فى الهواء الخارجى. الثغور التى تقفل نتيجة لتعرضها لتركيز عال من CO_2 لا تفتح بسرعة عند نقلها إلى جو مظلم خال من CO_2. الافتراض المنطقى هو أن تركيز CO_2 في الفراغات بين الخلايا فى الورقة يبقى عالياً معيقاً بذلك فتح الثغور. إلّا أن التعرض للضوء يسبب فتح الثغور نظراً لاستهلاك مايوجد من CO_2 بين الخلايا فى البناء الضوئى. ماهو جدير بالملاحظة هو أن استجابة الثغور الموجودة فى المناطق غير الخضراء فى الأوراق الملونة أبطأ من مثيلها فى المناطق الخضراء. افتراضاً، هذا راجع للتغير الأبطء فى تركيز CO_2 فى الفراغات بين الخلايا فى المناطق غير الخضراء.

درجة الحرارة وحركة الثغور Temperature and stomatal movement : عند تساوى كل العوامل هناك مايبرهن على أن الزيادة فى درجة الحرارة تسبب زيادة فى

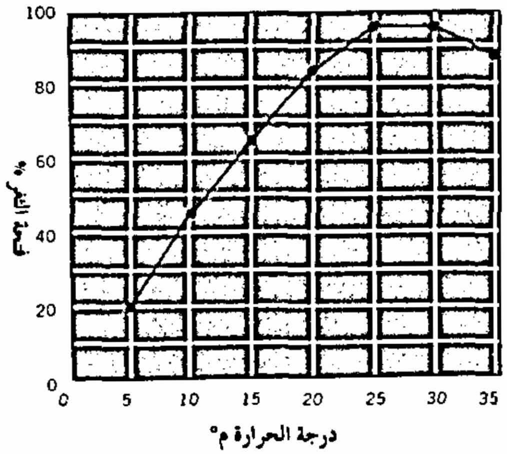
انفتاح الثغور. ويلسون Wilson (65) بيّن أن ثغور نباتات Camellia و privet والقطن تبقى تحت الإضاءة المستمرة مغلقة وذلك عندما تكون درجة الحرارة أقل من 0°م. بازدياد درجة الحرارة يزداد انفتاح الثغور فى النباتات الثلاث. إلّا أنه فى القطن والبصل على الأقل يقل انتفاخ الثغور عندما تزيد درجة الحرارة عن 30°م (شكل 4-7). قفل الثغور تحت هذه الظروف قد يرجع إلى تركيز عال لـ CO_2 الموجود بين الخلايا وذلك بسبب زيادة معدلات التنفس.

العوامل المؤثّرة على معدّل النتح Factors affecting rate of transpiration

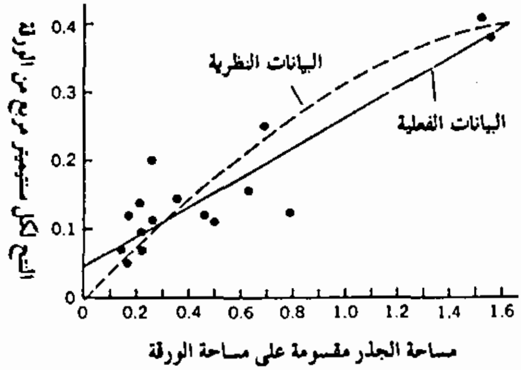
فى الجزء السابق ناقشنا تلك العوامل المؤثّرة على حركة الثغور وبالتالى على معدّل النتح. إلّا أن للنبات خواص أخرى معروفة بتأثيرها على معدّل النتح. نسبة الجذر إلى المجموع الخضرى ومساحة وتركيب الأوراق تؤثّر تأثيراً بيناً على فقدان النبات للماء. أى عامل بيئى مؤثّر على تَعَمُّق تدرج الضغط البخارى بين الجو الداخلى والخارجى يؤثّر على معدّل النتح. أخيراً يتأثر النتح بمدى توفر الماء فى التربة.

العوامل النباتية Plant factors

نسبة الجذر إلى المجموع الخضرى Root-shoot ratio : فى حالة توفر كل



شكل 4-7 : تأثير درجة الحرارة على فتح ثغور أوراق القطن تحت ضوء مستمر.
(After C.C. Wilson 1948. Plant Physiol. 23:5)



شكل 8-4 : جرامات ماء مفقودة من كل سنتيمتر مربع من مساحة الورقة في كل يوم (في صنوبر لوبلولي) مرسومة بيانيا مع مساحة الجذر المقسومة على مساحة الورقة وكلا المساحتين بالسنتيمتر المربع. (After J. Parker. 1949. Plant Physiol. 24:739).

المتطلبات لنتح جيد، تتحكم كفاءة سطح الامتصاص (سطح الجذر) وسطح التبخر (سطح الأوراق) فى معدّل النتح. كما ذكر سابقاً عند تخلف امتصاص الماء عن النتح، يحدث عجز مائى فى النبات وهذا بدوره ينقص النتح. باركر Parker (46) وبايلولويسكى Bialoglowski وجدَا أن النتح يزداد بازدياد نسبة الجذر/المجموع الخضرى (شكل 8-4). معدّل النتح فى نبات السورجم surghum لكل وحدة مساحة من الأوراق أكبر منه فى الذرة. ميلّير (44) أشار إلى أن تَكَوُّن الجذور الثانوية فى السورجم أكثر تقدماً بالمقارنة مع الذرة وأن هذا قد يكون هو السبب المهيمن بالنسبة لمعدّلات النتح المختلفة لهٰذين النباتين. بتعبير آخر المجموع الجذرى فى السورجم يوفر ماءاً أكثر للمجموع الخضرى بالمقارنة بمثيله فى الذرة.

مساحة الأوراق Leaf area : يظهر أنه من المنطقى تماماً أن نفترض أنه كلما زادت مساحة الورقة كلما زاد فقدان الماء. هذا الافتراض صحيح بالرغم من عدم وجود توافق نسبى بين مساحة الورقة والماء المفقود (33). على أساس وحدة المساحة تنتح النباتات الصغيرة بمعدّل أكبر من النباتات الكبيرة. ميلّير Miller (44) وضّح هذا توضيحاً جيداً فى جدول 4-4. فى هذا الجدول لاحظ أنه بالرغم من أن أكبر كمية من الماء فقدها النبات الأكبر فإن مافُقد من الماء بالنسبة لوحدة المساحة كان أكبر فى النبات الأصغر.

تنحية الأوراق من نبات ما (إنقاص لمساحة الأوراق) ربما يزيد من معدل

النتح المنسوب لوحدة مساحة أوراق النبات. وهكذا بينت أبحاث كولينان Cullinan (9) و كيلى Kelley (27) أن تقليم أشجار الفاكهة المختلفة يزيد من المعدلات المنسوبة لوحدة المساحة، لكن الفقدان الكلى للماء أكبر فى الأشجار الغير مقلمة. هذه الحالة ناتجة، افتراضاً، من حقيقة أن المجموع الجذرى للأشجار المقلمة يوفر كمية أكبر من الماء لعدد أقل من الأوراق وبهذا تزداد كفاءة النتح.

جدول 4-4: مجموع مافقده نوعين strains من نباتات الذرة من ماء خلال فترة 6 ساعات ومافقداه من ماء لكل متر مربع لكل ساعة.

النبــات	مساحة الورقة سنتيمتر مربع	مجموع الماء المفقود خلال 6 ساعات جرام	معدّل النتح لكل متر مربع لكل ساعة جرام
pride of saline corn	14.568	918	629
sherrod white dent corn	12.989	784	723

After Plant Physiology 1938 edition, by E.C. Miller. Copyright 1938, McGrew-Hill Book Company. Used by permission.

تركيب الأوراق Leaf structure: النباتات المستوطنة للبيئات الجافة لها عموماً وبالأخص فى أوراقها عدد من التحورات التركيبية. وهكذا فإن أوراق النباتات الصحراوية أو الجافة قد تحمل كيوتيكل سميك، جدران خلايا سميكة، برنشيمة دعامية جيدة التكوين، ثغور غائرة، غطاء من شعيرات بشرة ميتة إلخ. أنّ هذه الخواص تؤثّر فى فقدان الماء يمكن توضيحه بسهولة وذلك بنزع أوراق بيئتين أحدهما صحراوية وأخرى معتدلة ثم تركها لتجف تحت نفس الظروف. أوراق البيئة المعتدلة تجف قبل أن تجف أوراق البيئة الصحراوية بوقت طويل. مقاومة أوراق البيئة الجافة لفقدان الماء أو للذبول هو فى الأساس دالة لسمك طبقة الكيوتين وكفاءتها. تحت الظروف الجافة تقفل الثغور ويصبح النتح عن طريق الكيوتين هو المنفذ الوحيد لفقدان الماء.

لاحظ الكثير من البحاث أنه عند توفر الماء الكافى فإن معدل النتح لنبات البيئة الجافة ربما يكون أعلى من مثيله فى نبات البيئة المعتدلة. هذا قد يعود، جزئياً، إلى العدد الكبير من الثغور بالنسبة لوحدة المساحة وللتعرق الهائل لأوراق البيئة الجافة بالمقارنة بأوراق البيئة المعتدلة. هذا الفرق فى عدد الثغور وفى التعرق قد يلاحظ فى نفس الأنواع species من نبات ما مُنمّى تحت ظروف جافة وأخرى رطبة. عامل آخر قد يُنْتج معدلات نتح عالية لأوراق بيئة جافة هو كِبَرُ سطح التبخر الداخلى فى هذه الأوراق (62،61). أى أن سطح جدران الخلايا المعرضة للجو الداخلى أكثر مما هو موجود عادة فى أوراق البيئة المعتدلة.

إلّا أنه علينا أن نتذكر أن معدلات النتح العالية الموجودة فى نباتات البيئة الجافة توجد فقط تحت الظروف التى تسمح بفتح الثغور. لعله أكثر صواباً إذاً أن نقول أن معدّل النتح الثغرى فى نباتات البيئة الجافة يزيد عن مثيله فى نباتات البيئة المعتدلة.

العوامل البيئية Environmental factors

معدّل النتح يتأثر بدرجة كبيرة بعوامل بيئية مختلفة. أهمّ هذه العوامل هى الضوء، رطوبة الهواء، درجة الحرارة، الريح، وتوفر الماء فى التربة. النقاش الآتى سيغطى التأثيرات المنفردة لكل عامل من هذه العوامل. إلّا أن نتح نبات ما فى بيئته الطبيعية هو عموماً وفى أى وقت من الأوقات واقع تحت تأثير العديد من هذه العوامل، حيث يتداخل تأثير عامل مع تأثير عامل آخر أو قد يَلْغى تأثير عامل ما تأثير عامل آخر.

الضـوء Light : يحتل الضوء مكاناً بارزاً بين العوامل المؤثّرة فى النتح، حيث له تأثير مسيطرعلى حركة الثغور. ثغور نبات ماتفتح عند تعرضها للضوء وهذا الفتح يسمح بحدوث النتح. فى الظلام تقفل الثغور ويتوقف معظم النتح. تأثير العوامل البيئية الأخرى بناءاً على ذلك يعتمد على وجود الضوء.

رطوبة الهواء Humidity of the air : قبل البدء فى تغطية تأثير الرطوبة على النتح لا بدّ من مناقشة بعض الإصطلاحات المستعملة فى التعبير عن المحتويات البخارية للهواء. معظمنا سمع عن اصطلاح الرطوبة النسبية. حيث أنه يوجد تناسب مباشر بين ضغط البخار وتركيز بخار الماء فى الجو فإن الرطوبة النسبية هى تعبير عن نسبة ضغط البخار الحقيقى إلى ضغط بخار الجو عندما يكون مشبعاً عند نفس الدرجة. على سبيل المثال الجو الذى درجة حرارته 20°م يتشبع عند ضغط بخارى مقداره 17.54 مم زئبق وتكون رطوبته النسبية 100%. إذا كانت الرطوبة النسبية عند 20°م 50% يكون ضغط البخار 8.77 مم زئبق وعندما تكون الرطوبة النسبية 10% يكون 1.754 مم زئبق.

من الأنسب لنا أن نستعمل اصطلاح الضغط البخارى بدلاً من الرطوبة النسبية حيث أنه يعرِّف الحالة بدقة. على سبيل المثال عندما تكون الرطوبة النسبية 50% يكون لضغط بخار الماء قيم متعددة لاعتماد هذا الضغط على درجة الحرارة (جدول 4-5). ضغط بخار الماء عندما تكون الرطوبة النسبية 50% وعندما تكون درجة الحرارة 40°م هو 27.66 مم زئبق بينما هذا الضغط عند درجة حرارة الصفر هو 2.29 م زئبق. هذا يعنى أن الفرق فى الضغط هو 23.77 مم زئبق. العلاقة بين هذه الأرقام ومعدل البخر من سطح مبلل إلى الهواء المحيط عندما تكون الرطوبة النسبية 50% هى أن البخر سيحدث بسرعة أكبر عند 40°م بالمقارنة مع 0°م. تدرج ضغط البخار سيكون أكثر عمقاً عند 40°م (27.66-55.32 مم زئبق). بالمقارنة بـ0°م (4.58-2.29 مم زئبق).

تغير مافى درجة الحرارة أو ضغط البخار بإمكانه أن يغير الرطوبة النسبية. ارتفاع أو انخفاض درجة الحرارة الذى لايصحبه تغير فى ضغط البخار يسبب على التوالى انخفاض أو ارتفاع فى الرطوبة النسبية. ارتفاع أو انخفاض الضغط البخارى الذى لايصحبه تغير فى درجة الحرارة ينتج عنه على التوالى ارتفاع أو هبوط فى الرطوبة النسبية.

عموماً يعتبر الجو الداخلى للورقة مشبعاً أو في حكم المشبع. من الناحية الأخرى الجو عادة مايكون غير متشبع. لذلك يوجد تدرج في ضغط

جدول 5-4 : العلاقة بين ضغط البخار والرطوبة النسبية عند درجات حرارة مختلفة

درجة الحرارة م°	ضغط البخار مم زئبق عند قيم مختلفة للرطوبة النسبية										
	0	%10	%20	%30	%40	%50	%60	%70	%80	%90	%100
0	0	0.46	0.92	1.37	1.83	2.29	2.75	3.21	3.66	4.12	4.58
10	0	0.92	1.84	2.76	3.68	4.60	5.53	6.45	7.37	8.29	9.21
20	0	1.75	3.51	5.26	7.02	8.77	10.52	12.28	14.03	15.79	17.54
30	0	3.18	6.36	9.55	12.73	15.91	19.09	22.27	25.46	28.64	31.82
40	0	5.53	11.06	16.60	22.13	27.66	33.19	38.72	44.25	49.79	55.32

البخار بين الجو الداخلي والخارجي وينتشر بخار الماء خلال الثغور من الجهة ذات الضغط البخارى الأعلى إلى الجهد ذات الضغط البخارى الأدنى. كلما كان تدرج ضغط البخار أعمق كلما كان النتح أسرع. إذا حُفِظَ ضغط بخار الجو الخارجي ثابتاً يمكن زيادة أو نقصان تَعمُّقِ تدرج ضغط البخار وذلك بزيادة أو نقصان درجة حرارة الجو على التوالي. بعبارة أخرى بإمكان الجو الخارجي أن يحتفظ ببخار ماء أكثر عند درجات الحرارة المرتفعة وببخار ماء أقل عند درجات الحرارة المنخفضة. لذلك عند الابقاء على المحتويات المائية أو الضغط البخارى للجو الخارجي في وضع ثابت زيادة درجة الحرارة تزيد من تدرج بخار الماء.

على افتراض أن ضغط بخار الجو الخارجي 8.77 مم زئبق، هذا مكافيء لرطوبة نسبية قدرها 50% عند درجة حرارة 20°م. عند 20°م يكون ضغط بخار الجو الداخلي 17.54 مم زئبق. الآن إذا رفعنا درجة الحرارة إلى 30°م مع المحافظة على ضغط بخار البيئة الخارجية ثابتاً عند 8.77 مم زئبق يزداد الفرق في ضغط البخار بين الجو الداخلي والجو الخارجي. عند خفض درجة الحرارة إلى 10°م ومرّة أخرى مع المحافظة على ضغط بخار الجو الخارجي ثابتاً يمكننا انقاص الفرق بين الاثنين كما هو مبين في جدول (6-4).

جدول 6-4

درجة الحرارة م° (داخلية وخارجية)	10	10	30
الجو الداخلي، مم زئبق (100% رطوبة نسبية)	9.21	17.54	31.82
الجو الخارجي، مم زئبق ضغط البخار = 8.77 مم زئبق	8.77	8.77	8.77
الفرق مم زئبق قياس تدرج ضغط البخار	0.44	8.77	23.05

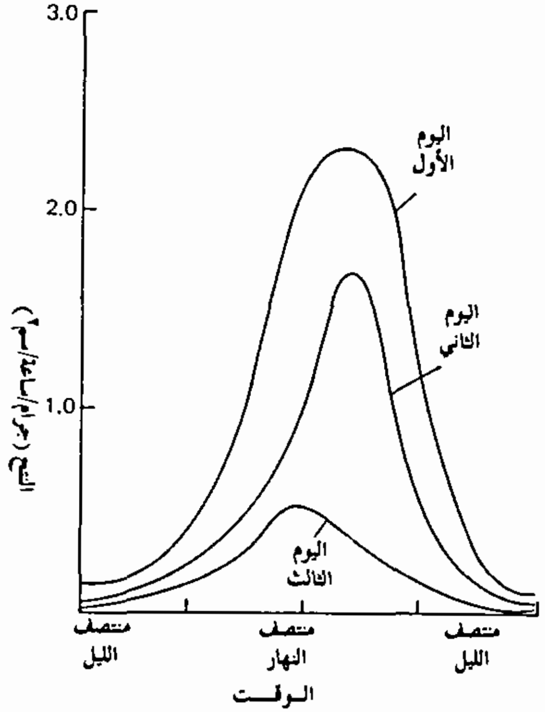
إذا بقيت الحرارة ثابتة تَدرُّج ضغط البخار بين الجو الداخلي والخارجي يزداد أو ينقص بخفض أو بزيادة، على التوالي، ضغط بخار الجو الخارجي. بطبيعة الحال، إذا تساوى ضغط بخار الجو الداخلي مع مثيله الخارجي لا يحدث النتح.

درجة الحرارة Temperature : إذا بقيت كل العوامل الأخرى ثابتة، زيادة درجة الحرارة فى حدود مدى فسيولوجى معين تزيد، تكاد دائماً، معدّل النتح. هذا راجع لتأثير درجة الحرارة على حركة الثغور وعلى تدرجات ضغط البخار. كما ذكرنا سابقاً الثغور تقفل، عادة، عند اقتراب درجة الحرارة من الصفر المئوى وتزداد انفتاحاً بازدياد درجة الحرارة حتى 30°م (انظر شكل 4-7).

بالإضافة على تأثيرها على فتح الثغور زيادة درجة الحرارة تُعمّق تدرج ضغط البخار بين الجو الداخلى للورقة والجو المحيط.

فيما مضى من نقاش افترضنا أن درجة حرارة الورقة هى نفسها درجة حرارة الهواء. إلّا أن هذا ليس صحيحاً دائماً. التركيبات النباتية المتشحمة أو الغليظة مثل الفواكه، السيقان، الأوراق السميكة إلخ عند تعرضها لضوء الشمس عادة ماتصل درجة حرارتها إلى مستوى أعلى من مثيلها فى الهواء المحيط (33). تأثير هذا هو تعميق تدرج ضغط البخار بين نسيج النبات والجو الخارجى.

نظراً لأن درجات الحرارة أعلى خلال النهار ونظراً لأن الضوء يسبب فتح



شكل 4-9 : التغيرات في النظام اليومي للنتح في الفاصولياء الزاحفة، Phaseolus vulgaris أثناء ازدياد جفاف التربة خلال فترة ثلاثة أيام.

(After W.M.M. Baron, 1967 physiological aspects of water and plant life. London: Heinemann.)

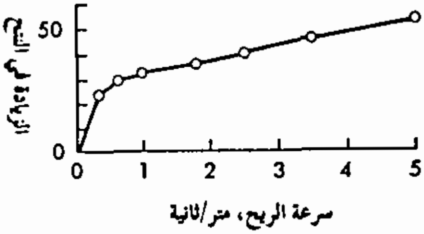
الثغور، معدلات النتح يكاد يكون لها نظام يومى دائـم. معـدّلات أعلـى عنـد منتصف النهار ومعدلات أبطأ فى الليل (شكل 4-9).

الريـح Wind : الهواء الملاصق للورقة الناتحة أكثر تشبعاً ببخـار المـاء. من النقاش أعلاه نعرف أنه تحت هذه الظروف ينخفض تدرج ضغط البخار وينقص معدّل النتح. إلّا أنه إذا ما شتّت الريح بخار الماء المتجمع حول الورقـة يزداد النتح مرّة ثانية.

زيادة النتح كنتيجة للريح لايتناسب مع سرعـة الريـح كمـا هو موضـح فى شكل 4-10 (50). بين العديد من البحاث (17،40،49) أن تعريض النباتـات فجـأة للريح يصحبه زيادة حادّة فى معدّل النتح يعقبها هبوط تدرجى لهذه الزيادة. هذا يبين أن تأثير الريح على النتح ربما يكون معقداً للغاية.

من المؤكّد أن الريح التى تهب فوق سطح قابل للتبخر لها تأثير مُبرِّد قيـم وهذا يُنقص تدرج ضغط البخار وكذلك معدّل النتـح. بالإضافـة من الممكـن للرياح العالية السرعة أن تسبب قفل الثغور. لذلك يظهر أن زيـادة النتـح التـى مرجعها للريح هى فى الحقيقة خلاصة مجموع التأثيرات الايجابية والسلبية.

توفر الماء فى التربة Availability of soil water : معدّل امتصاص النبات للماء ربما يقل عن معدّل فقدانه عن طريق النتح لمدّة قصيرة من الزمن بدون أن يكون له تأثير ملحوظ على النبات. إلّا أن تمديد هذه الحالة ينتج عنها عجز مائى وذبول للنبات. إذاً يظهر أن توفر ماء التربة لجذور النبات وكفاءة امـتصاص الجـذور للماء لهما تأثير أساسى على معدّل النتح.



شكـل 4-10 : تأثيـر سرعـة الريح على معـدّل نتح نبـات **Chamaecyparis obtusa**.

(After T. Satoo. 1962. Wind, transpiration, and tree growth. In T. Kozlowski, ed., Tree growth. New York: Ronald Press).

العوامل البيئية والنباتية ذات العلاقة بتوفر وامتصاص ماء التربة ستناقش بالتفصيل فى فصل لاحق.

قيمة النتح Significance of transpiration

التأثير المبرد Cooling effect

قيمة أو عدم قيمة النتح هى موضوع نقاش بين فسيولوجى النبات منذ مدّة طويلة. جادل البعض بأن تأثير التبريد الناتج عن النتح يحفظ النبات فى درجة حرارة ملاءمة إلّا أن النباتات النامية تحت ظروف نتح يكاد لايذكر لاتحمأ بإفراط مما يدلّ على أن تأثير النتح المبرد غير ذو أهمية فى تشتيت حرارة النبات.

تأثير النتح على النمو وتكوين الأعضاء Effect of growth and development

تحصّل وينبيرجر Winberger (67) على بعض الأدلة الغير مباشرة تبين أن النتح له تأثير على نمو بعض النباتات. لاحظ هذا الباحث أن براعم كمثرى من نوع هاردى تتوقف عن النمو تحت ظروف الرطوبة العالية، وأنــه تحت نفس الظروف يُختزل النمو العادى لعباد الشمس إلى حوالى النصف. حيث أن النتح تحت ظروف الرطوبة العالية يكاد لايذكر، كَمٌّ يمكن إهماله، اختتم وينبيرجر أدلّته بالقول أن النتح عامل ضرورى لنمو هٰذان النباتان.

ذكر سابقاً فى هذا الجزء أنه عندما يزيد معدّل النتح عن الامتصاص يحدث عجز مائى وربما يذبل النبات. هذا بطبيعة الحال أمر مهلك وربما يقضى على النبات كلية إذا مازاد عن حدّه. الضرر الناتج عن الجفاف ربما يحدث لنباتات المناطق المعتدلة التى تحتفظ بأوراقها خلال شهور الشتاء. خلال بعض أيام الشتاء وأوائل الربيع ترتفع درجة الحرارة بما يكفى لمعدّل نتح عال. إلّا أن التربة، تحت هذه الظروف، عادة ماتكون متجمدة أو شبه متجمدة وبذلك لايحدث امتصاص للماء (29،30). ماينتج عن هذا خاصة بالنسبة للمخروطيات ضار للغاية.

أيض الأحماض الأمينية والبروتينات لنبات ما يتأثر بظروف العجز المائي (28،8،2). هذا لا يعيق تكوين البروتين فقط بل يسرع أيضاً من تفتيتها. على سبيل المثال وجد بارنيت و نايلور Barnett and Naylor (2) أن مستوى البروتينات الذائبة في نجيلة برميودا ينقص بازدياد العجز المائي. لوحظ أيضاً أنه تحت نفس الظروف كان هناك زيادة ملحوظة في مستوى الأرجانين والبرولين (خاصة المتحرران. الإحتمال هو أن الحامض الأميني البرولين مادّة تخزين وذلك في حالة عرقلة تكوين البروتين كنتيجة للعجز المائي. عند استعادة الظروف الطبيعية يستعمل البرولين الزائد لتكوين بروتين جديد. التغيرات في مستوى الأحماض الأمينية المتحررة في نجيلة البيرميودا مبينة في جدول 4-7.

التأثير على امتصاص الأملاح المعدنية Effect on mineral salt absorption

نظراً لوجود الأملاح المعدنية والماء معاً في التربة ونظراً لأن كلاهما تمتصه الجذور افترض علماء فسيولوجيا علم النبات الأوائل، بطبيعة الحال، أن امتصاص الأملاح ونقلها يحدث كعاقبة للنتح. غير أن درسات عديدة في الثلاثينات بينت بوضوح أن ظاهرة امتصاص الأملاح هي في معظمها عملية فعّالة active process (تتطلب طاقة أيضية) وأن مقدار صغير فقط من الملح يمتص بدون تحكم الجذور passively كنتيجة لامتصاص الماء (انظر الفصل 14). بعد أن تُلْقَىْ الأملاح في القنوات الخشبية للجذور، يؤثر النتح بالتأكيد على انتقالهم وتوزيعهم في النبات. على هذا الأساس وإذا ماحصل امتصاص الجذور للأملاح يهيء مجرى النتح وسيلة كفأة لنقل وتوزيع هذه الأملاح.

بعض المؤلّفين يرون أن مقدار قيماً من الأملاح الممتصة يحدث تحت تأثير سَحْب النتح passively وبدون تحكم الجذور. بعبارة أخرى هؤلاء ومنهم هيلمو Helmo (24)، كرمر Kramer (32) بيترسون Pettersson (47) و لوبوشينسكي Lopushinsky (37) أظهروا بعض المطابقات بين إمتصاص الأيونات ومعدّل النتح. ماهو مقبول عموماً الآن هو أنه بالرغم من أن الامتصاص الفعّال active absorption هو السائد يحدث أيضاً بعض من الامتصاص الخالي من التحكم تحت التأثير الساحب للنتح.

جدول 7-4 : التغيرات التى تحدث فى مقادير الأحماض الأمينية الحرّة فى نجيلة بيرميوودا الشائعة أثناء إزدياد «شدّة الجفاف» "water streas".

الحامض الأميني	المرجع control	شِدّة معتدلة	شِدّة حادّة
	ميكرومول/جرام وزن جاف		
حامض اسبارتيك	8.9 ± 11.8	1.8 ± 4.5	3.5 ± 8.4
اسباراجين، ثريونين	4.1 ± 24.6	13.7 ± 29.8	17.1 ± 64.2
سيرين	2.3 ± 9.9	2.7 ± 8.3	4.5 ± 11.0
حامض جلوتاميك	9.2 ± 28.7	4.8 ± 10.5	1.9 ± 4.7
N			0.3 ± 0.8
برولين	2.7>	23.9 ± 30.5	33.0 ± 69.3
جلايسين	1.3 ± 1.8	1.1 ± 1.7	0.7 ± 1.2
ألانين	12.3 ± 31.9	3.8 ± 15.2	4.2 ± 11.6
½ سيستاين			0.1 ± 0.6
فالين	0.7 ± 2.1	1.6 ± 3.5	2.1 ± 7.0
ايسولوسين		0.4 ± 0.9	0.4 ± 1.2
حامض δ أمينوبيوتاريك	2.1 ± 3.2	4.1 ± 7.0	1.4 ± 4.3
U		0.2 ± 0.8	0.9 ± 1.5
أمونيا	36.6 ± 94.3	54.0 ± 78.0	26.4 ± 55.4
لايسين	0.4 ± 0.5	0.1 ± 0.7	0.4 ± 1.0
هيستيدين		0.1 ± 0.5	0.3 ± 1.4
أرجنين		0.3 ± 0.8	0.1 ± 2.5
المجموع	211.5	192.9	246.5

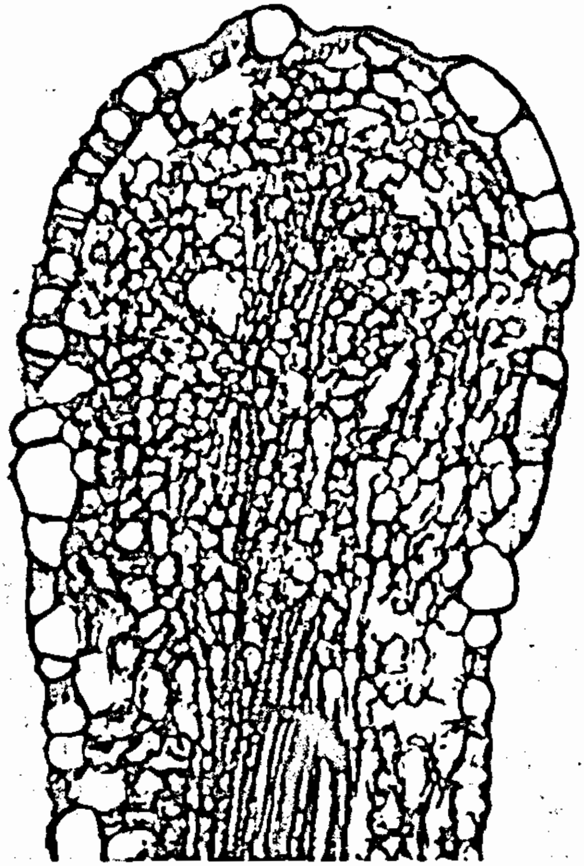
(After N. M. Barnett and A. W. Naylor. 1966. Plant Physiol. 41:1222.)

الإدمـــاع Guttation

النباتات النامية فى جو دافىء رطب وتحت ظروف عالية الرطوبة تُظْهِر عادة قطيرات من الماء على طول حافة أوراقها. فقدان الماء على هيئة سائل وبهذه

الكيفية يسمى «الإدماع» أى تكوين قطيرات ماء guttation. الطالب الباحث سيلاحظ أن الظروف الموضحة أعلاه مُفضّلة لامتصاص الماء ولكنها غير مُفضّلة للنتح. بعبارة أخرى، تحت هذه الظروف، امتصاص الماء يزيد كثيراً عن النتح، يدفع الماء إلى أعلى فى قنوات الخشب ثم إلى خارج الورقة عبر فجوات تسمى «مسالك الماء» hydothodes (شكل 4-11).

عندما يزيد امتصاص الماء عن فقدانه يتكون ضغط مائى ساكن hydrostatic pressure فى قنوات الخشب ويندفع الماء عبر أى ممر مفتوح. توجد مسالك الماء عند أطراف أوعية الخشب فى الأوراق ولذلك فهى موانىء خروج ممتازة للماء المدفوع إلى أعلى من الجذور.



شكل 4-11 : ورقة فجل تبين مسالك الماء. لاحظ الثقب عند الطرف الأقصى من الورقة والقصيبات الطرفية المجاورة.

الماء الخارج من مسالك الماء هو نتيجة للضغط المائى الساكن المتكون فى عصارة قنوات الخشب وليس كنتيجة لأى فعل موضعى لمسالك الماء أو الأنسجة المجاورة. إلّا أنه توجد فى أعضاء النبات المختلفة فتحات تفرز الماء بفاعلية actively من خلالها. أى أن الخلايا المجاورة للفتحة تساهم بفعالية فى دفع الماء خلال الفتحة. هذه تسمى أحياناً الغدد المائية وأحياناً أخرى المسالك المائية الفعالة. نحن نتحدث عن سائل يخرج من خلال المسالك المائية كماء. إلّا أن سائل الإدماع هذا ليس بماء نقى بل هو محلول يحتوى على عدد كبير من المواد المذابة (جدول 4-8). عند تبخر ماء الإدماع بسرعة يمكن فى بعض الأحيان مشاهدة المواد المذابة كرواسب على سطح الورقة. أحياناً تذاب الأملاح المترسبة على سطح الورقة من جديد ومن ثم تَدْخُل أنسجة الورقة. عادة تركيز الأملاح تحت هذه الظروف عال جدّاً وقد يسبب ضرراً للأوراق (26،11).

جدول 4-8 : تحليل مكونات سائل الادماع لنبات Rosen rye، و Genesee wheat، و Trail barley.

المادة	Rye	القمح	الشعير
	ميليجرام/ليتر		
P	1.1	0.7	2.3
K	18.0	27.0	30.0
Na	0.5	0.8	1.1
Ca	1.5	3.4	4.8
Mg	1.5	1.5	2.4
Mn	0.02	0.02	0.05
Fe	0.4	0.15	0.07
Cu	0.04	0 03	0.03
B	0.04	0.05	0.08
Zn	0.02	0.05	0.05
Mo	0.001	0.002	0.003
Al	0.06	0.08	0.09
NO_3^-	1.0	1.0	1.0
فوسفيت	2.0	0.9	1.0
NH_4^+	5.6	5.0	8.9

تابع جدول 8-4 : تحليل مكونات سائل الادماع لنبات Rosen rye ، و Genesee wheat ، و Trail barley .

المادة	Rye	القمح	الشعير
		ميليجرام/ليتر	
ارابينوز	2.5	5.6	4.1
فركتوز	10.3	4.4	1.8
جالاكتوز	10.3	7.6	4.0
جليكوز	18.7	2.6	38.7
رايبوز	1.0	tr	1.0
سكروز	3.8	4.9	0.0
زايلوز	1.8	2.0	0.2
حامض سكسنيك	ca.10	ca.10	ca.10
حامض اسبارتيك	2.2	0.5	3.6
أسباراجين	2.5	1.9	9.5
حامض جلوتاميك	0.7	0.0	0.0
جلوتامين	0.8	0.3	1.2
بايوتين	0.002	0.001	0.0018
كولين	0.30	0.06	1.9
اينوسيتول	9.0	0.25	4.5
حامض ب - امينوبنزويك	0.00006	0.00005	0.002
حامض بانثوثينيك	0.040	0.085	0.08
بيريدوكسين	0.01	0.0005	0.0001
رايبوفليفين	0.00025	0.0002	0.0002
ثيامين	0.00006	0.00005	0.0025
يراسيل	0.0	0.0	1.6
pH	5.0	5.5	6.7

After J. L. Goatley and R. W. Lewis 1966. Plant Physiol. 41:373.

REFERENCES

1. Bailey, L. F., J. S. Rothacher, and W. H. Cummings. 1952. A critical study of the cobalt chloride method of measuring transpiration. *Plant Physiol.* 27:563.
2. Barnett, N. M., and A. W. Naylor. 1966. Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water stress. *Plant Physiol.* 41:1222.
3. Baron, W. M. M. 1967. *Water and plant life.* London: Heinemann.
4. Bialoglowski, J. 1936. Effect of extent and temperature of roots on transpiration of rooted lemon cuttings. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 34:96.
5. Black, C. C., J. F. Turner, M. Gibbs, D. W. Krogmann, and S. A. Gordon. 1962. Studies on photosynthetic processes. II. Action spectra and quantum re-

quirement for triphosphopyridine nucleotide reduction and the formation of adenosine triphosphate by spinach chloroplasts. *J. Biol. Chem.* 237:580.
6. Brown, H. T., and F. Escombe. 1900. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation of plants. *Phil. Trans. Roy. Soc. (London)*, B, 193:223.
7. Brown, W. V., and G. A. Pratt. 1965. Stomatal inactivity in grasses. *Southwest. Natur.* 10:48.
8. Chen, D. B., B. Kessler, and S. P. Monselise. 1964. Studies on water regime and nitrogen metabolism of citrus seedlings grown under water stress. *Plant Physiol.* 39:379.
9. Cullinan, F. P. 1920. Transpiration studies with the apple. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 17:232.
10. Cummings, W. H. A. 1941. A method of sampling the foliage of a silver maple tree. *J. Forestry* 39:382.
11. Curtis, L. C. 1943. Deleterious effects of guttated fluids on foliage. *Am. J. Botany* 30:778.
12. Curtis, L. C. 1944. The influence of guttation fluid on pesticides. *Phytopathology* 34:196.
13. Dyar, M. T. 1953. Studies on the reduction of a tetrazolium salt by green plant tissue. *Am. J. Botany* 40:20.
14. Esau, K. 1953. *Plant anatomy*. New York: Wiley.
15. Ferry, J. F., and H. S. Ward. 1959. *Fundamentals of plant physiology*. New York: Macmillan.
16. Goatley, J. L., and R. W. Lewis. 1966. Composition of guttation fluid from rye, wheat, and barley seedlings. *Plant Physiol.* 41:373.
17. Griep, W. 1940. Über den Einfluss von Aussenfaktoren auf die Wirkung des Windes auf die transpiration der Pflanzen. *Z. Botan.* 35:1.
18. Guttenberg, H. 1959. Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 17 part 1:399.
19. Hauke, R. L. 1957. The stomatal apparatus of equisetum. *Bull. Torrey Botan. Club* 84:178.
20. Heath, O. V. S. 1950. Studies in stomatal behaviour. V. The role of carbon dioxide in the light response of stomata. Part 1. Investigation of the cause of abnormally wide stomatal opening within porometer cups. *J. Exptl. Botany* 1:29.
21. Heath, O. V. S. 1952. *New Phytol.* 51:30.
22. Heath, O. V. S. 1959. The water relations of stomatal cells and the mechanisms of stomatal movement. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology*. New York: Academic Press.
23. Heath, O. V. S., and B. Orchard. 1956. Studies in stomatal behaviour. VIII. Effects of anaerobic conditions upon stomatal movement—a test of Willams' hypothesis of stomatal mechanism. *J. Exptl. Botany* 7:313.
24. Hylmö, B. 1955. Passive components in the ion absorption of the plant. I. The zonal ion and water absorption in Brouwer's experiments. *Physiol. Plant.* 8:433.
25. Iljin, W. S. 1930. Der Einfluss des Welkens auf den Ab– und Aufbau der Stärke in der Pflanze. *Planta* 10:170.
26. Ivanoff, S. S. 1944. Guttation-salt injury on leaves of cantaloupe, pepper, and onion. *Phytopathology* 34:436.
27. Kelley, V. W. 1932. The effect of pruning of excised shoots on the transpiration rate of some deciduous fruit species. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 29:71.
28. Kemble, A. R., and H. T. Macpherson. 1954. Liberation of amino acids in

perennial rye grass during wilting. *Biochem J.* 58:46.
29. Kozlowski, T. T. 1955. Tree growth, action and interaction of soil and other factors. *J. Forestry* 53:508.
30. Kozlowski, T. T. 1958. Water relations and growth of trees. *J. Forestry* 56:498.
31. Kozlowski, T. T. 1964. *Water metabolism in plants.* New York: Harper and Row.
32. Kramer, P. J. 1957. Outer space in plants. *Science* 125:633.
33. Kramer, P. J. 1959. Transpiration and the water economy of plants. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology.* New York: Academic Press.
34. Kramer, P. J. 1969. *Plant and soil water relationships.* New York: McGraw-Hill.
35. Lloyd, F. E. 1908. The physiology of stomata. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 82:1.
36. Loftfield, J. V. G. 1921. The behavior of stomata. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 314:1.
37. Lopushinsky, W. 1964. Effect of water movement on ion movement into the xylem of tomato roots. *Plant Physiol.* 39:494.
38. Manners, D. J. 1973. Starch and inulin. In L. P. Miller, ed., *Phytochemistry.* New York: Van Nostrand Reinhold.
39. Mansfield, T. A. 1965. Responses of stomata to short duration increases in carbon dioxide concentration. *Physiol. Plant.* 18:79.
40. Martin, E. V., and F. E. Clements. 1935. Studies of the effect of artificial wind on growth and transpiration in *Helianthus annuus. Plant Physiol.* 10:613.
41. Maximov, N. A. 1928. *The plant in relation to water.* English translation by R. H. Yapp. London: George Allen & Unwin.
42. Meidner, H., and T. A. Mansfield. 1965. Stomatal responses to illumination. *Biol. Rev.* 40:483.
43. Meyer, B. S. 1956. The hydrodynamic system. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 3:596.
44. Miller, E. C. 1938. *Plant physiology.* New York: McGraw-Hill.
45. Möller, C. M. 1947. The effect of thinning, age, and site of foliage, increment, and loss of dry matter. *J. Forestry* 45:393.
46. Parker, J. 1949. Effects of variations in the root-leaf ratio on transpiration rate. *Plant Physiol.* 24:739.
47. Pettersson, S. 1960. Ion absorption in young sunflower plants. I. Uptake and transport mechanisms for sulphate. 13:133.
48. Raschke, K. 1965. Die Stomata als glieder eines schwengungsfahigen CO_2 Regelsystems Experimentelles Nachweis an *Zea mays. L. Z. Naturforsch.* 20:1261.
49. Satoo, T. 1955. The influence of wind on transpiration of some conifers. *Bull. Tokyo Univ. Forests* 50:27.
50. Satoo, T. 1962. Wind, transpiration, and tree growth. In T. T. Kozlowski, ed., *Tree growth.* New York: Ronald Press.
51. Sayre, J. D. 1926. Physiology of the stomata of *Rumex patientia. Ohio J. Sci.* 26:233.
52. Scarth, G. W. 1932. Mechanism of the action of light and other factors on stomatal movement. *Plant Physiol.* 7:481.
53. Shapiro, S. 1951. Stomata on the ovules of *Zamia floridana.* Am. J. Botany 38:47.
54. Shaw, M. 1954. Chloroplasts in the stomata of *Allium cepa L. New Phytologist* 53:344.

55. Shaw, M., and G. A. Maclachlan. 1954. The physiology of stomata. I. Carbon dioxide fixation in guard cells. *Can. J. Botany* 32:784.
56. Small, J., M. I. Clarke, and J. Crosbie-Baird. 1942. pH phenomena in relation to stomatal opening. *Proc. Roy. Soc.* (Edinburgh) II.–V., B, 61:233.
57. Stålfelt, M. G. 1932. Die stomatäre Regulator in der pflanzlichen Transpiration. *Planta* 17:22.
58. Steward, F. C. 1964. *Plants at work.* Reading, Mass.: Addison-Wesley.
59. Sutcliffe, J. 1968. *Plants and water.* Santa Ana, California: Arnold.
60. Ting, I. P., and W. E. Loomis. 1963. Diffusion through stomates. *Am. J. Botany* 50:866.
61. Turrell, F. M. 1936. The area of the internal exposed surface of dicotyledon leaves. *Am. J. Botany* 23:255.
62. Turrell, F. M. 1944. Correlation between internal surface and transpiration rate in mesomorphic and xeromorphic leaves grown under artificial light. *Botan. Gaz.* 105:413.
63. Verduin, J. 1949. Diffusion through multiperforate septa. In J. Franck and W. E. Loomis, eds., *Photosynthesis in plants.* Ames, Iowa: Iowa State College Press.
64. Williams, W. T. 1950. Studies in stomatal behaviour. IV. The water-relations of the epidermis. *J. Exptl. Botany* 1:114.
65. Wilson, C. C. 1948. The effect of some environmental factors on the movements of guard cells. *Plant Physiol.* 23:5.
66. Wilson, C. L., and W. E. Loomis. 1962. *Botany.* New York: Holt, Rinehart & Winston.
67. Winneberger, J. H. 1958. Transpiration as a requirement for growth of land plants. *Physiol. Plant.* 11:56.
68. Wylie, R. B. 1948. The dominant role of the epidermis in leaves of adiatum. *Plant Physiol.* 35:465
69. Yemm, E. W., and A. J. Willis. 1954. Stomatal movements and changes of carbohydrates in leaves of *Chrysanthemum maximum. New Phytologist* 53:373.
70. Yin, H. C., and Y. T. Tung. 1948. Phosphorylase in guard cells. *Science* 108:87.
71. Zelitch, I. 1961. Biochemical control of stomatal opening in leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 47:1423.
72. Zelitch, I. 1963. The control and mechanisms of stomatal movement. In I. Zelitch, ed., *Stomata and water relations in plants.* New Haven: Connecticut Agri. Exptl. Sta.

FOR FURTHER REFERENCE

1. Kozlowski, T. T. 1964. *Water metabolism in plants.* New York: Harper and Row.
2. Kramer, P. J. 1959. Transpiration and the water economy of plants. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology.* New York: Academic Press.
3. Stålfelt, M. G. 1956. Die cuticuläre Transpiration. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 3:342.
4. Stålfelt, M. G. 1956. Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 3:351.
5. Stocking, C. R. 1956. Guttation and bleeding. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 3:489.

الفصل الخامس

امتصاص وانتقال الـمـاء

Absorption and translocation of water

مـــقـــدمـــة Introduction

فى الفصلين الأخيرين أوضحنا أن الماء وانتقاله خلال النبات هما عاملان ضروريان لحياة النبات. ذكرنا أيضاً أنه خلال دورة حياة النبات، تُحرّك كميات هائلة من الماء فقط لتُفْقد خلال عملية النتح. بعض العلماء يجادل بأن حركة الماء بهذه الطريقة مفيدة للنبات والبعض الآخر يدعى أن عملية حركة الماء بأسرها غير اقتصادية وضارّة أكثر من نافعة للنبات.

فى هذا الفصل سنهتم بامتصاص وانتقال الماء فى منظومة النبات وهى مشكلة حيّرت العلماء لمئات من السنين. بالرغم من وجود الكثير من النظريات التى ربّما عملت حساباً لصعود الماء فى النباتات نازع الكثير صحة جميع هذه النظريات. فى حين أنه من السهل نسبياً أن نعمل حساباً لارتفاع الماء فى النباتات العشبية والشجيرية القصيرة المشكلة تصير أكثر تعقيداً عندما نحاول شرح كيفية وصول الماء إلـى أطراف الأشجار الطويلة والتى يصل طول بعضها إلى مايقرب من 400 قدم.

تشريح نسيج الخشب Anatomy of the xylem tissue

منذ أكثر من 100 سنة ثبت أن نسيج الخشب هو الأكثر صلة بانتقال الماء. العديد من أنواع الخلايا المختلفة، حية وميتة، يمكن مشاهدتها فى نسيج الخشب. من بين هؤلاء العناصر الأنبوبية هى الأكثر تميزاً، وأنه خلال هذه الأنابيب يتم من الناحية العملية انتقال كل الماء. أيضاً يوجد فى نسيج الخشب ألياف الخشب والخلايا البرانشيمية الحية.

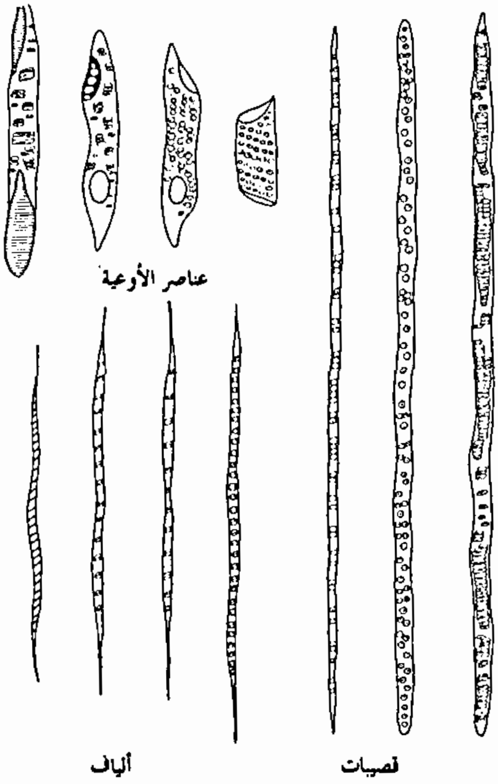
العناصر الأنبوبية Tracheary elements : عناصر الأوعية vessel elements والقصيبات tracheids تكونان العناصر الأنبوبية وهى الخلايا الأكثر صلة بانتقال الماء فى النبات. خلايا كلاهما طويلة ذات جدران ثانوية مغلظة وتتميز عند موتها بالنمو الكامل والفعالية حيث أن عناصر الأوعية والقصيبات الكاملة النمو والفعّالة ميتة، لا يوجد بروتوبلاست مُعَرْقل فى الخلايا فهى تسمح بانتقال كفوء لكميات كبيرة نسبياً من الماء. الجدران الطرفية المثقوبة تميّز العناصر الوعائية ولكنها لا تحدث فى القصيبات. إلّا أنه القصيبات تحتوى على الكثير من النقر المصفوفة bordered pits، وهى تركيبات تسمح بمرور الماء من قصيبة لأخرى. فى عناصر الأوعية الأكثر تقدماً قد تختفى الجدران الطرفية كلية وبذلك لاتترك شيئاً يعرقل مرور الماء خلال الخلية.

إذا أخذنا عدداً كبيراً من العناصر الوعائية ووضعناها طرف–على–طرف سيكون عندنا تركيب طويل يشبه الأنبوب. هذا هو بالضبط مانجده فى تركيب عناصر الأوعية فى النبات. التركيبات الطويلة الشبيهة بالأنبوب الناتجة عن سلسلة من عناصر الأوعية والمرتبطة ببعضها عند نهايتها تسمى وعاء أو قناة الخشب vessel or xylem duct. أوعية نسيج الخشب تكون شبكة من القنوات تتشعب فى كل أجزاء النبات، تمدّ الماء بسهولة لكل الخلايا الحية. هذا له أهميته الأساسية للنبات ليس فقط للمحافظة على الانتفاخ المائى ولكن أيضاً لانتقال مواد أخرى التى قد يَحمِلُها الماء المتحرك من خلية لأخرى (مثلاً عناصر المعادن الضرورية).

منظومة الأوعية هى المسلك الرئيسى الذى عن طريقه يُنقل الماء فى مغطاة البذور. إلّا أن الأوعية لا توجد فى معرات البذور وفى هذه المجموعة تكوّن القصيبات المسلك الرئيسى لانتقال الماء. القصيبات خلايا طويلة مغزلية الشكل ذات جدران طرفية حادّة الميول. الجدران الطرفية للقصيبات تغطى بعضها وخلال وساطة النقر المضفوفة توفر مَسْلَكاً متصلاً لحركة الماء. واضح، أن حركة الماء فى مجموعة من القصيبات، بالمقارنة مع منظومة وعائية، أقل مُباشرة بكثير وَتُواجه بمقاومة أكثر. إلّا أن الملاحظة الشيقة هى أن معظم الأشجار الطويلة مخروطيات تخلو كلية من الأوعية.

بالرغم من أن وضع الأوعية والقصيبات، بالنسبة لمحاورها الطويلة، هو فى اتجاه عمودى وأن الحركة السائدة للماء هى فى هذا الاتجاه، تحدث بعض من الحركة الجانبية، الجدران الجانبية لعناصر الأوعية والقصيبات مثقوبة بواسطة نقر عديدة قد يمر الماء من خلالها. عموماً فى الخلايا الملاصقة لبعضها توجد نقر مزدوجة تسمى النقر المزدوجة. وهكذا حيثما توجد النقر ملاصقة لبعضها يحدث انتقال جانبى للماء من خلية إلى أخرى. حيث أن النقر المزدوجة قد تحدث بين عنصرين وعائيين، قصيبتين، قصيبة وعنصر وعائى، قصيبة أو عنصر وعائى وخلايا برنشيمية حية، إلخ، بإمكان الماء الإنتشار بسهولة خلال كل أنسجة النبات. أنواع مختلفة من عناصر الأوعية، القصيبات وألياف الخشب موضّحة في شكل 5-1.

ألياف الخشب Xylem fibers : ليفة الخشب كاملة النمو خلية ميتة طويلة رفيعة



شكل 5-1 : أنواع مختلفة من عناصر الأوعية، القصيبات، وألياف الخشب موجودة فى نسيج الخشب.
(After K. Esau. 1958. Plant anatomy. New York: Wiley.)

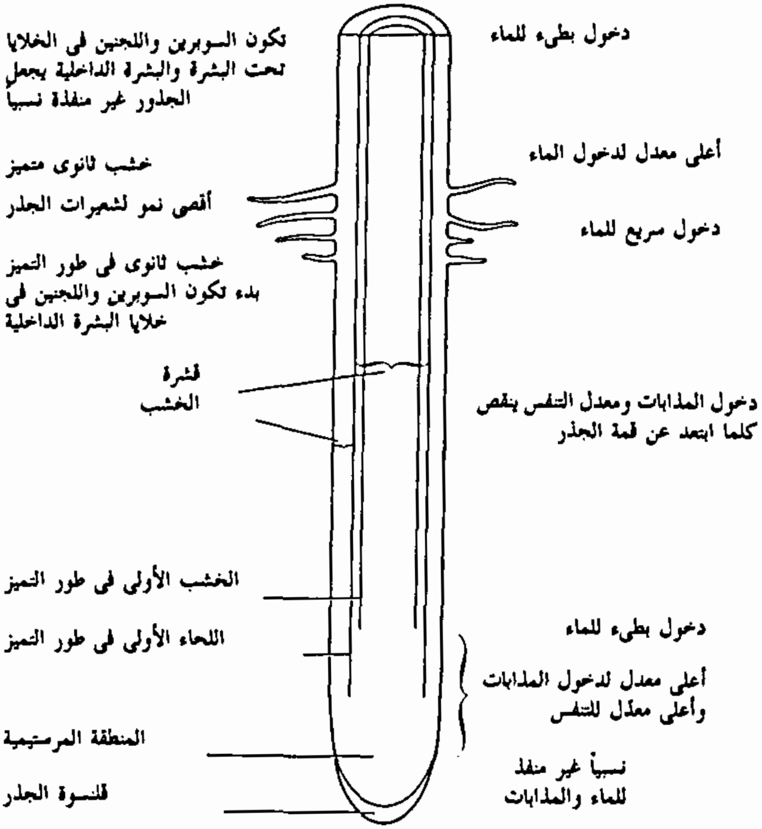
مدببة ذات جدار خلوى سميك جدّاً محمل باللجنين. الوظيفة الأساسية لِلِيفَة الخشب هى الدعامة ويشك فى إنتقال أن أى مقدار مهم من الماء خلال هذه الخلية. على أية حال من الممكن لبعض الماء أن يمر خلال ألياف الخشب نظراً لارتباطهم ببعضهم وبالقصيبات والأوعية من خلال النقر المزدوجة.

بارنشيمة الخشب Xylem perenchyma : الخلايا البارنشيمة الحيّة قد توجد متداخلة فى خشب الأشجار أو كمكونات لأشعة الخشب xylem rays. عموماً هذه الخلايا تسمى على التوالى بارنشيمة الخشب وبارنشيمية الأشعة. أحد المهام الواضحة لبارنشيمة الخشب هى تخزين الغذاء. بتجمع النشأ مع نهاية موسم النمو ومن ثم يُسْتنزف عندما ينشط الكامبيوم فى موسم النمو اللاحق(15)، أيضاً يظهر أنه من الممكن أن الانتقال الجانبى للماء والمغذيات تُسهله كثيراً بارنشيمة أشعة الخشب.

لقد اقتُرح أن خلايا بارنشيمة الخشب الحية قد يكون لها دور حيوى بالنسبة لإنتقال الماء. فى جزء لاحق من هذا الفصل سنناقش هذا الاقتراح الشيق بتفاصيل أكثر.

امتصاص الماء Absorption of water

تحت الظروف الطبيعية، عملياً كل ما تمتصه النباتات، ذات الجذور، من ماء يحدث خلال منظومة الجذر. الجهة التى يحدث فيها أكبر امتصاص للماء فى الجذر هى منطقة شعيرات الجذر (شكل 5-2). ينتشر الماء إلى داخل الشعيرة الجذرية وبدرجة أقل إلى داخل خلايا بشرة الجذر، كنتيجة لِتدرّج الجهد المائى. طالما كان الجهد المائى لعصارة خلية الجذر أكبر سَلباً من مثيله لمحلول التربة كمية الماء التى تدخل الخلية أكثر من التى تخرج منها. الزيادة فى تركيز المذاب لخلية ما أو خفض ضغط انتفاخها المائى ينتج عنه تكون جهد مائى أكثر سلباً فى عصارة الخلية، هذا نتيجته ازدياد امتصاص الماء. يظهر، إذاً، أن معظم الماء الممتص يتم بواسطة الميكانيكيات الأسموزية؛



شكل 2-5 : رسم تخطيطى للجذر يظهر المناطق ذات الصلة بامتصاص وإنتقال الماء.

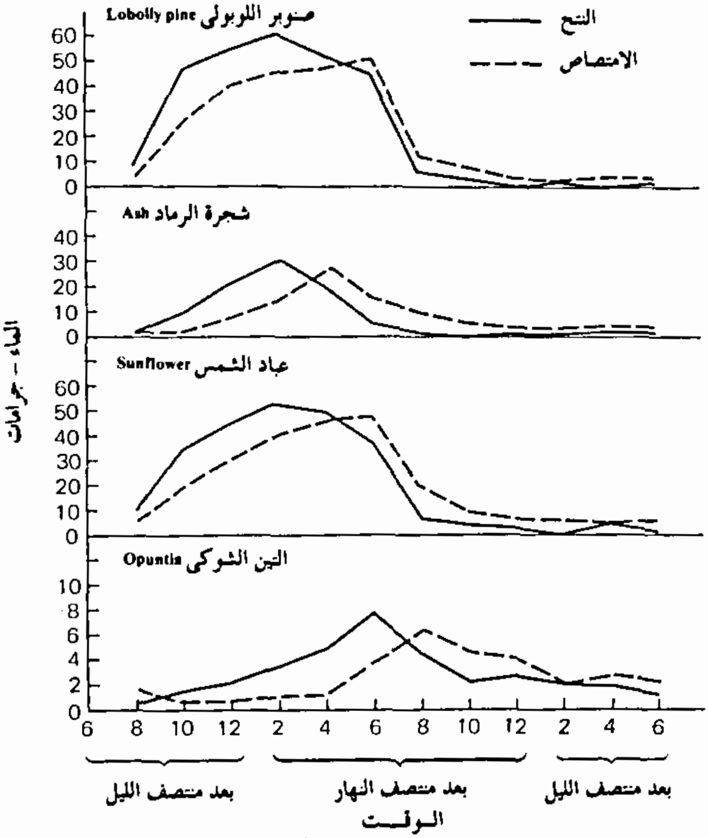
(From P.J. Kramer. 1949. *Plant and soil water relationships*. New York: McGraw-Hill. Used by permission).

أى أن امتصاص الماء لامحكوم passive أى لا يحكمه أيض النبات.

بعض البحّاث يعتقد أن الامتصاص الفعّال active الغير الإسموزى للماء يحدث أيضاً وأن طاقة الأيض تستخدم فى هذه العملية (3،4،42).

الإمتصاص اللامحكوم Passive absorption

فى النباتات سريعة النتح تكون الأوعية والقصيبات فى حالة توتّر سلبى negative tension أو ضغط مُختزل. بالرغم من أن معدّل النتح يشبه غالباً معدّل الامتصاص (شكل 3-5)، تحت ظروف متنوعة بإمكان النتح بل ويستطيع فعلاً



شكل 3-5 : معدلات النتح والإمتصاص (جرامات/نبات) فى صنوبر اللوبولى، شجرة الرماد، عباد الشمس والتين الشوكى فى يوم صيف صاف ساخن.
(After P. J.K. Kramer. 1937. Am. J. Botany 24:10.)

تجاوز الامتصاص. قوة السحب المتكونة نتيجة للتحرك السريع لأعمدة الماء تنقل إلى الجذر ويسحب الماء من التربة إلى داخل الجذر. الجهد المائى لعصارة الخلية تصبح أكثر سالبية بتعرضه لازدياد فى التوتر السلبى. هذا يمكن تبيانه فى المعادلة.

$$\psi_w = \psi_s + (-\psi_p) \qquad \psi_{م} = \psi_{س} + (-\psi_{ض})$$

العاقبة الطبيعية للجهد المائى الأكثر سالبية هو ازدياد امتصاص الماء.

يجب أن يكون مفهوماً أن امتصاص الماء بالكيفية الموضحة هنا يحدث نتيجة لفعالية المجموع الخضرى (النتح). مهمة الجذر هى كسطح للامتصاص

لا غير؛ أى أن امتصاص الماء بهذه الكيفية لامحكوم. هذا تؤيّده بكل وضوح حقيقة أن المجموع الخضرى بإمكانه امتصاص الماء من خلال الجذور الميتة وفى الحقيقة بإمكانه امتصاصه بمعدّل أسرع. كريمير Kramer (27) اقترح أن مقاومة الجذور الحية لامتصاص الماء قد ترجع إلى الخلايا الحية للجذر.

الامتصاص الفعّال Active absorption

بالرغم من أن الميكانيكيات الفعّالة لادخل لها بأى مقدار ماء ممتص ذو أهمية فهى تحظى باهتمام أكاديمى بالغ من قبل فسيولوجى النبات. عندما نتحدث عن الإمتصاص الفعّال للماء نعنى أن الماء يُمتص من خلال إنفاق للطاقة الأيضية. الإمتصاص الفعّال يحدث كنتيجة لفعاليات فى الجذور ولادخل لها بالمجموع الخضرى. عموماً يعتقد أن الامتصاص الفعّال للماء قد يحدث بأحد طريقتين – كنتيجة للإمتصاص الفعّال وتجمع الملح أو من خلال ميكانيكيات غير أسموزية.

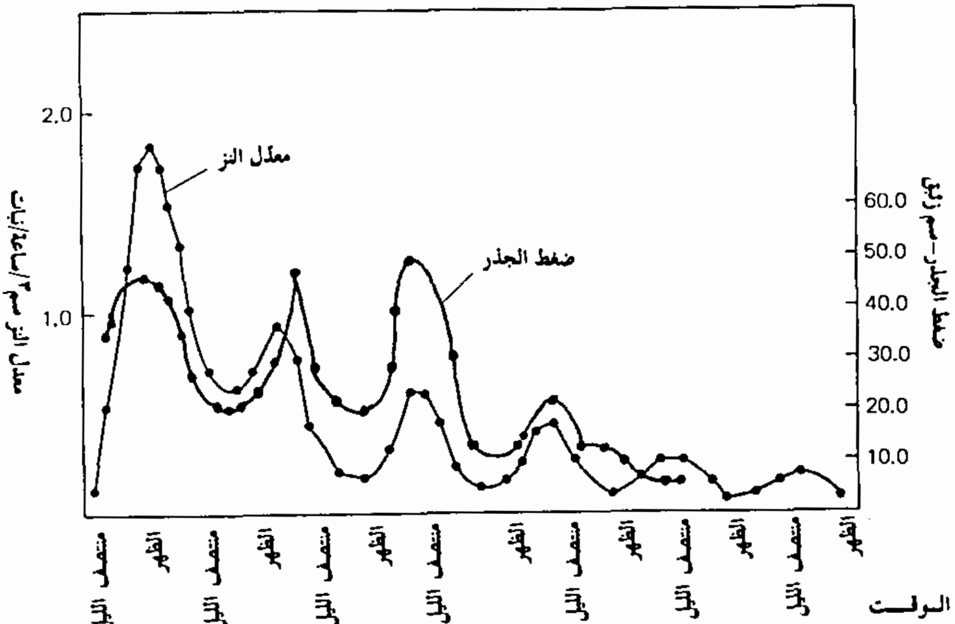
الامتصاص الفعّال من خلال الميكانيكيات الأسموزية Active absorption through osmotic mechanisms:

فى الحقيقة، امتصاص الماء بواسطة الوسائل الأسموزية لايتطلب إنفاق للطاقة. يعتقد أن الماء يتحرك من التربة إلى داخل الجذر عبر تدرج ذو جهد مائى سالب متزايد. أى أن الماء يتحرك خلال بشرة الجذر والقشرة ومن ثم إلى داخل قنوات الخشب نظراً لتركيزات المذاب المتزايدة أثناء مروره من خارج إلى داخل خلايا الجذر.

ربما نسأل، لماذا المحتويات الملحية فى داخل الخلايا أعلى مما هى عليه خارج خلايا الجذر؟ امتصاص وتجمع الملح بواسطة خلايا الجذر يتطلب طاقة أيضية (انظر الفصل 14). نظرية كرافتس و بروير Crafts and Broyer (10) تقترح وجود نقص فى تدرج O_2 وزيادة فى تدرج CO_2 من القشرة إلى العمود الوعائى. الفعّالية الأيضية ستكون عند أدنى مستوى، عندئذ، فى الخلايا الداخلية فى المناطق الملاصقة لقنوات الخشب. حيث أن الطاقة لازمة لتجمع وإمساك الملح

ضدّ تركيز متدرج، خلايا العمود الوعائى، على النقيض من خلايا القشرة تفضل فقدان الملح، حيث أن رجوع الانتشار خلال شريط كاسبارين Casparian strip مستحيل، هناك فقدان فى اتجاه واحد للملح إلى داخل تجويفات lumina أوعية الخشب. الماء أيضاً يتبع هذا المسلك ذو الاتجاه الواحد منتشراً فى محلول التربة ذو الجهد الأسموزى الأقل سالبية إلى عصارة قنوات الخشب ذات الجهد الإسموزى الأكثر سالبية.

الضغط الجذرى المتكون نتيجة لتجمع الملح فى قنوات الخشب يظهر أنه واقع تحت تأثير عوامل متنوعة والتى تؤثّر أيضاً فى التنفس. كوزلويسكى Kozlowski (22) عدّدها كمحتويات الأكسجين، المخدرات، الأكسينات auxins ومعوّقات التنفس. من الشيّق أن نلاحظ أن العديد من البحاث (19،20،34) لاحظوا تموجات يومية تلقائية فى النز exudation المسبب بواسطة الضغط الجذرى. مثال لطبيعة نز الضغط الجذرى المنتظم موضح فى شكل 5-4. لاحظ فى شكل 5-4 التطابق المتقارب بين تكرار حدوث الضغط الجذرى ومعدل النز.



شكل 5-4 : تموجات تلقائية يومية فى معدل النز وفى ضغط الجذر لنبات عباد الشمس نُزع مجموعه الخضرى decapitated.
(After Y. Vaadia. 1960. Physiol. Plant. 13:701.)

أظهرت بناتات طماطم منزوعة المجموع الخضرى ومغمورة فى محاليل ملحية مختلفة التركيز معدّلات نز مختلفة (2)؛ معدّلات نز منخفضة نتجت عند غمر الجذور فى محاليل منخفضة التركيز. فاأديا Vaadia (44) اقترحت أن اختلافات تموجات معدّلات النز سببها تكرار حدوث periodicity نقل الملح إلى داخل الخشب. واضح أن هذا يسبب تكرار الحدث بالنسبة لقيمة الجهد الأسموزى لقنوات الخشب والذى له تأثير على تغيير معدّل إمتصاص الماء طبقاً لتدرجات الجهد الأسموزى المتغيرة.

نود أن نأكّد مرّة أخرى أن امتصاص الماء بهذه الكيفية لا يتطلب إنفاق مباشر للطاقة. الطاقة تستخدم فى إمتصاص وتجمع الأملاح. على أية حال الجهد الأسموزى هو القوة المحركة وهذه عملية لا محكومة.

الإمتصاص اللاأسموزى للماء Nonosmotic absorption of water : مانعنيه بحركة الماء اللاإسموزية هى أن الماء يتحرك ضدّ التركيز المتدرج بمعدّل سريع (27). المفروض أن هذا يتطلب إنفاق لطاقة أيضية. بالرغم من أن العديد من البحاث القادرين درسوا إمكانية امتصاص الماء لا اسموزياً لم يتمكن أحدهم من أن يبرهن بدون منازع على أن طاقة الأيض ذات صلة مباشرة بامتصاص الماء.

العوامل المؤثّرة في إمتصاص الماء Factors affecting the absorption of water

هناك العديد من العوامل التى تؤثّر فى امتصاص الجذور للماء. أكثرها أهمية هى عوامل التربة مثل درجة الحرارة، الجهد الأسموزى لمحلول التربة، التهوية وتوفر الماء فى التربة. بالرغم من أن الظروف الجوية قد تؤثّر فى الامتصاص؛ عموماً ظروف التربة هى العوامل المُحدّدة لإمتصاص الجذور للماء.

درجة حرارة التربة Temperature of the soil : درجة حرارة التربة لها تأثير بيّن على معدّل إمتصاص الماء. منذ أكثر من 200 سنة أصبح معروفاً أن درجات حرارة التربة المنخفضة تُنقص امتصاص الماء ولكن سبب ذلك لم يعرف إلّا

خلال السنوات الحديثة نسبياً. يظهر أن التأثير المُعوِّق لدرجات الحرارة المنخفضة على إمتصاص الماء يتجلى فى أشكال متنوعة أولاً وقبل كل شيء، الماء أكثر لزوجة عند درجات الحرارة المنخفضة، عامل ينقص حركته. البرتوبلازم أقل نفاذية عند درجات الحرارة المنخفضة (38) ونمو الجذر مُعَرْقل. مجموع تأثيرات هذه العوامل يسبب نقص فى إمتصاص الماء عند درجات الحرارة المنخفضة.

بإمكان المرء أن يوضح التأثير المعوّق لدرجات الحرارة المنخفضة على امتصاص الماء بسهولة تامة فى البيت الزجاجى. إذا وضعت طبقة من الجليد المجروش على سطح تربة بها نبات كوليس coleus مزدهر وكانت ظروف النتح جيدة فإن النبات سيذبل بالكامل خلال بضع ساعات. إذا نُحّى الجليد يستعيد النبات انتفاخه المائى فى وقت قصير.

تركيز محلول التربة Concentration of the soil solution : حيث أن، كما نقاشنا أصلاً، الماء يُمْتص بسبب وجود تدرج فى الجهد المائى بين محلول التربة وعصارة الخلية للخلايا الداخلية، من السهل أن نفهم أهمية عامل تركيز ملح محلول التربة فى امتصاص الماء. حقاً إذا كان الجهد الأسموزى لمحلول التربة أكثر سالبية من مثيله لعصارة الخلية لخلايا الجذر، يُسْحَب الماء إلى خارج النبات بدلاً من أن يمتص.

بعض النباتات (النباتات الملحية halophytes) لها قدرة تحمل أكثر من غيرها بالنسبة للتركيزات الملحية العالية فى محلول التربة. الملاحظة القيمة هى أن سالبية الجهد المائى لعصارة خلية هذه النباتات هى أكثر بكثير مما هى عليه فى نباتات أخرى.

تهوئة التربة Aeration of the soil : إذا شُبع حقل تبغ بمطر غزير ثم عُرّض بعد ذلك لشمس ساطعة تُظْهر أوراق نباتات التبغ، فى كثير من الأحيان ذبولاً حادّ فى وقت قصير (25). وهذا عادة يسميه مزارعوا التبغ الإرتخاء flopping وحدته

تصل منتهاها تحت ظروف الصرف غير الملاءمة. إرتخاء أو ذبول أوراق التبغ سببه عَرْقَلة امتصاص الماء نتيجة لإحلال الماء محل هواء التربة أو هذا ينقص كثيراً تهوئة التربة. عند حدوث النتح، فى الشمس الساطعة، بمعدّل سريع الفقدان السريع للماء وعرقلة امتصاص الماء ينتج عنهما عجز مائى فى النبات.

هناك عدّة أسباب للتأثير المعرقل لرداءة التهوئة على امتصاص الماء. نقص الأكسجين يعرقل، بكل تأكيد، نمو وأيض الجذر. بالرغم من أنه تحت ظروف رداءة التهوئة ذات الفترات الطويلة نمو الجذر له تأثيره القيم على امتصاص الماء، التأثيرات الوقتية غير ذات قيمة. إلّا أن إنخفاض أيض الجذر وبناءاً عليه مقدرته على امتصاص وتجميع الملح له تأثير ضارّ على المقدرة الإمتصاصية للجذر. التأثير الضار المباشر لنقص الاكسجين على امتصاص الماء محتمل أيضاً بالرغم من أن هذا، حسب علم المؤلّف، لم تتم برهنته بعد.

تجمع ال CO_2 فى التربة له كما يظهر تأثير معرقل على إمتصاص الماء أكبر من نقص الأكسجين. يظهر أن الزيادة فى CO_2 تزيد من لزوجة البروتوبلازم وتنقص النفاذية (23،16)، كلاهما يُعرقل إمتصاص الماء. كريمر وجاكسون Kramer and Jakson (25) لاحظا أن ذبول نباتات عباد الشمس والطماطم عند إحلال الـCO_2 محل هواء التربة اسرع مما لو حلّ النيتروجين محل هواء التربة.

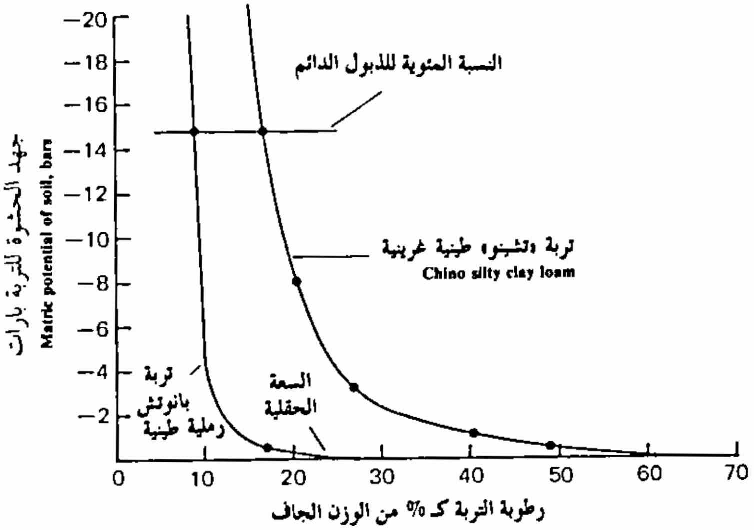
بالرغم من أن تركيز الـCO_2 فى التربة له تأثير قاض على إمتصاص الماء، يجب أن لا نؤكّد هذا بكل حزم. تجمع التركيزات السامة من الـCO_2 فى هواء التربة تحت الظروف الحقلية غير محتمل (27).

توفر الماء فى التربة Availability of soil water : ليس كل ماتحتويه التربة من ماء متوفر للنبات. باستنزاف ماء المنطقة الملاصقة للمجموع الجذرى تزداد صعوبة امتصاص النبات للماء. فى نهاية الأمر، العوامل الفيزيائية التى تحفظ الماء فى التربة تصير أقوى من العوامل الفيزيائية ذات الصلة بإمتصاص النبات للماء.

لكى نتمكن من مناقشة علاقة النبات بماء التربة يجب علينا أن نتعود

المصطلحات؛ السعة الحقلية field capacity النسبة المئوية للذبول الدائم (ن دد) permanent wilting percentage (pwp) والعجز الكلى لرطوبة التربة (عكرت) total soil moisture stress (tsms). كريمر Kramer (27) عرف السعة الحقلية كمحتويات التربة المائية بعد ريها بالكامل وصرف الماء حتى توقف الحركة الشعرية للماء. النسبة المئوية للذبول الدائم هى النسبة المئوية لماء التربة المُتبقى عندما تُظهر أوراق النبات النامى فى التربة أول أعراض الذبول الدائم. أى أن الأوراق لاتستعيد انتفاخها المائى عند وضعها فى جو متشبع. وادلِى وايرز Wadleigh and Ayers (45) أدخلا اصطلاح العجز الكلى لرطوبة التربة وعرفا (عكرت) كمجموع الجهد الأسموزى لمحلول ورطوبة التربة. نعنى برطوبة التربة قوتى الجذب، التجمع السطحى والمائية الساكنة hydrostatic اللتان تحفظان الماء فى التربة. السعة الحقلية و (ن دد) لتربة طينية وأخرى رملية طينية loam مبين فى شكل 5-5.

أثبتت البحوث التى أجريت فى أوائل القرن العشرين اختلاف السعة الحقلية



شكل 5-5: جهد الحشوة لتربة طينية وأخرى رملية طينية بالمقارنة مع المحتويات المائية.

(Data for Panoche loam from C.H. Wadleigh et al. 1946. U.S. Dept. Agr. Tech. Bull. 925; data for Chino loam from L. A. Richards and L.R., Weaver. 1944. J. Agr. Res. 69:215.)

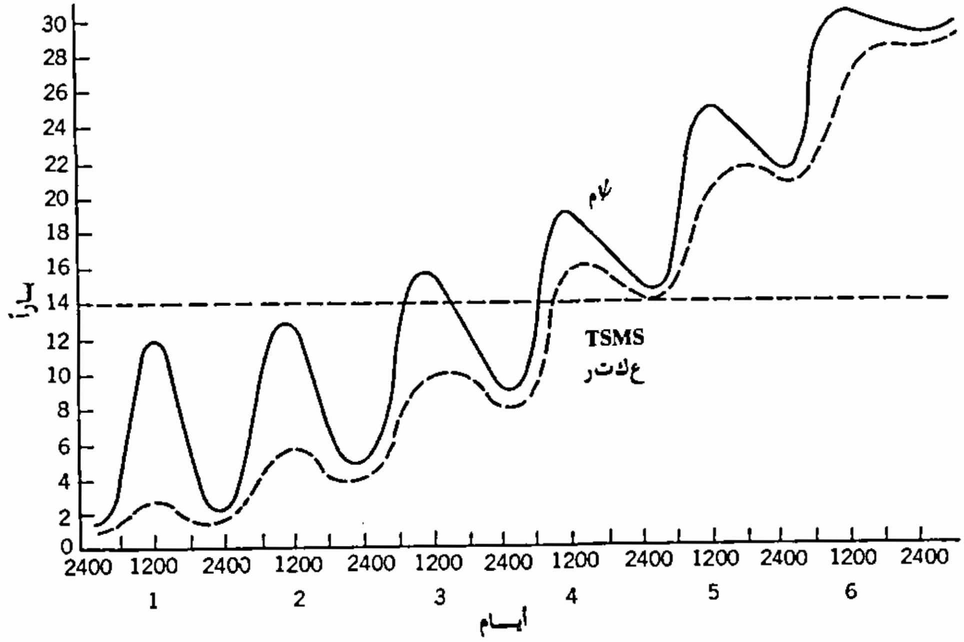
و (ن د د) باختلاف نوع التربة المفحوصة. بمقارنة تربتين مختلفتين تماماً نجد على سبيل المثال أن الطِين لها سعة حقلية و (ن د د) أكبر بكثير من الرمل. إلّا أن السعة الحقلية و (ن د د) يمكن اعتبارهما ثوابت لرطوبة التربة لأى نوع محدد من التربة. هذا بدون شك صحيح بالنسبة للسعة الحقلية ولكنه موضع تساؤل بالنسبة لـ (ن د د). يظهر أن الـ (ن د د) لتربة ماتختلف باختلاف نوع النبات المستخدم. إسليتير Slatyer (36) بين أن ال (ن د د)لتربة ما من الأنسب ايجادها بالعوامل الأسموزية للنبات بدلاً من عوامل التربة. أوراق المناطق المعتدلة لها جهد أسموزى فى حدود —20 باراً بينما الجهد المائى لأوراق بعض النباتات الملحية قد يتجاوز —200 باراً (22) وهذا الفرق الكبير فى الجهد الأسموزى دالة على الفروقات بين قدرات النباتات المختلفة على «سحب» الماء من التربة. بتعبير آخر ال (ن د د) لتربة ما تعتمد على قدرة النبات على «سحب» الماء من التربة وليس كما كان يعتقد، ثابت لرطوبة التربة.

دعنا نفحص تطور التغيرات التى تحدث فى كل من النبات والتربة خلال تحرك التربة نحو (ن د د). تسلسل الحوادث أوجزه اسليتيـــر Slatyer (36) وموضح تخطيطاً فى شكل 5-6.

خلال النهار، باستنزاف ماء التربة فى المنطقة الملاصقة لسطح الجذرِ يزداد الـ (ع ك ر ت). هذا ينقص خلال الليل (انتعاش لَيْلى) بانتقال الماء من كتلة التربة المتبقية إلى سطح الجذر. الجهد الاسموزى للنبات يتبع نفس النظام؛ أى أنه أكثر سالبية خلال النهار وأقل سالبية خلال الليل. إلّا أن الجهد المائى للنبات يبقى دائماً أكثر سالبية من الـ (ع ك ر ت). هذا ضرورى إذا كان الماء سيسحب إلى داخل النبات بدلاً من أن يسحب إلى خارجه. مع جفاف التربة يوماً بعد يوم، الـ (ع ك ر ت) والجهد الأسموزى للنبات يصيران بالتدريج أكثر سالبية باستمرار هذا الجفاف يزداد عمق التدرج من التربة إلى النبات وينقص الانتعاش الليلى لكل من (ع ك ر ت) والجهد المائى للنبات.

كما قد يفهم، الزيادة خلال النهار (أكثر سالبية) فى الجهد المائى المصحوب بنقص متدرج فى الانتعاش الليلى يقود إلى فقدان ظاهر متزايد

لانتفاخ الأوراق المائى. فى النهاية نصل إلى نقطة تتساوى فيها قيمة الـ(عكرت) مع الجهد الأسموزى لأوراق النبات (سنفترض أن هذا يساوى —14 باراً). استعادة الانتفاخ المائى عند هذه النقطة مستحيل نظراً لأن تعادل الجهد المائى - (عكرت) المتكون بالليل يحدث عند جهد مائى لا يسمح بأى ضغط ناتج عن الانتفاخ المائى. إلـ(ن د د) يحدث عند هذه النقطة. إذاً بإمكاننا إعادة تعريف (ن د د) بالماء الموجود فى التربة عند تعادل الجهد المائى للنبات مع (عكرت) وعندما يكون ضغط الانتفاخ المائى لأوراق النبات يساوى صفراً (36،37). بالرغم من تعسر حصول النبات على الماء عندما تزداد مستويات الماء عن السعة الحقلية وعندما تقل هذه المستويات عن الـ(ن د د) قد يتم امتصاص بعض الماء تحت هذه الظروف (21،35،36،37). إلّا أن نمو النبات يتوقف بالضرورة عند مستوى الـ(ن د د) ويموت النبات نتيجة للجفاف إذا لم يُضف الماء للتربة (الذى ينقص «عكرت»).



شكل 6-5: رسم تخطيطى للتغيرات اليومية فى الجهد الأسموزى للنبات (الخط المتصل) و«عكرت» (الخط المتقطع) خلال جفاف التربة ابتداءاً من السعة الحقلية.

After R.O. Slatyer 1957. Botan. Rev. 23:585.)

مميزات المجموع الجذرى المؤثرة فى امتصاص الماء Characteristics of the root system affecting water absorption:

حيث أن المجموعات الجذرية للنباتات المختلفة تختلف أحياناً بدرجات كبيرة فى الشكل ومدى اختراقها للتربة لا يوجد شك فى اختلاف قدراتها لامتصاص الماء أيضاً. بعض المجموعات الجذرية تخترق التربة بعمق بينما تكوّن جذور أخرى شبكة كثيفة من التفرعات الجذرية ضحلة الاختراق لكنها تغطى مساحة واسعة من التربة عند أعماق قريبة. ذكرنا أصلاً أن منطقة الشعيرات الجذرية هى منطقة الجذر التى تمتص معظم الماء. بعبارة أخرى هذه المنطقة هى منطقة النفاذية القصوى. إلّا أن الشعيرات الجذرية تركيبات رهيفة جدّاً وعموماً لا تعيش إلّا لفترات قصيرة فقط. الشعيرات الجذرية طويلة العمر، بالرغم من قلتها نسبياً، لوحظ وجودها على بعض أصناف من النباتات (9). إلّا أن جدران هذه الشعيرات الجذرية تصبح مغلظة ومحملة إلى حدّ ما باللجنين والسوبرين مما يعرقل كثيراً مقدرتهم على إمتصاص الماء.

لكل مجموع جذرى نامٍ عدد كبير من نهايات الجذور يتم خلالها إمتصاص الماء. نهايات الجذور تمثل مناطق النمو فى الجذر. فى أنسجة الجذر المسنَّة يبدأ التغلظ الثانوى بعد مسافة قصيرة من نهاية الجذر وتتكون طبقة بيريدرم periderm ذات خلايا متشبعة بالسوبرين. هذه الطبقة تعيق كثيراً نفاذية الجذر. واضح أن معظم المجموع الجذرى للنبات لايمتص الماء بكفاءة عالية.

بالرغم من أن معظم الامتصاص الكفوء للماء يحدث عند نهايات الجذور الغير محملة بالسوبرين، تحت ظروف معينة مقادير قيمة من الماء قد تمتص من خلال مناطق الجذر المحملة بالسوبرين (26). لاحظ الكثير من البحاث (26) أن نسبة مئوية صغيرة فقط من المجموع الجذرى لبعض الأشجار غير محملة بالسوبرين بحيث يكون امتصاص الجذور المحملة بالسوبرين ضرورى لمدّ الشجرة بما تحتاجه من ماء. أدومس Addoms (1) لاحظت أن جذور الحَوْر الأصفر Liriodendron Tulipifera l. والصمغ الحلو Liquidambar Styraciflua l. وصنوبر الورقة القصيرة Pinus echinata mill المحملة بالسوبرين قادرة على امتصاص محلول صبغى. أشارت إلى أن هناك ثلاث موانى فى الجذور المحملة

بالسوبرين يدخل منها الماء (1) العديسات lenticels (2) التمزقات breaks حول الجذور الفرعية و(3) الجروح. إذاً من الممكن جدّاً أن قدرة الجذور المحملة بالسوبرين على امتصاص الماء راجعة إلى مدى مايسمح به تركيبها التشريحى من تكوين لموانى الدخول هذه.

امتصاص أجزاء النبات الهوائية للماء Absorption of water by aerial parts of the plant:

معظم أن لم يكن كل أجزاء النبات الهوائية تمتص الماء كسائل أو كبخار بمقادير صغيرة. طبقاً لما ذكره جيسنر Gessner (18) مدى هذا الامتصاص يعتمد على الجهد المائى لخلايا الورقة وعلى نفاذية طبقة الكيوتين. على سبيل المثال وجد روبرتس وجماعته Roberts et al (32) تجزأ طبقة كيوتين أوراق تفاح Macintosh على شكل صفائح موازية للجدران الخارجية للبشرة. وجدوا أيضاً طبقات متوازية من مواد بكتينية ذات قدرة امتصاصية جيدة متداخلة مع طبقات الكيوتين المتوازية. هذه المواد لم تكن موجودة فقط مع طبقة كيوتين سطح الورقة بل ممتدة فى اتجاه عمودى إلى تفرعات العروق فى داخل الورقة. هكذا فهى تكون ممراً يربط بين السطح والنسيج الوعائى واضح أن نفاذية طبقة كيوتين ورقة ماكينتوش جيدة للغاية.

بعض البحاث يعتقد أن ما تمتصه الأوراق من ماء يُنقل خلال النبات فى اتجاه «سالب» وينتشر فعلاً خلال الجذور إلى داخل التربة. أوضحت دراسات بريزيل وجماعته Breazeale et al (5،6،7) وبريزيل وماكجورج Breazeale and McGeorge (8) أن نباتى الطماطم والذرة قادران على نقل الماء الذى تمتصه الأوراق إلى التربة. هذا، بطبيعة الحال، يحدث على إمتداد تدرجات كمونات مائية محابية لانتقال الماء فى هذا الاتجاه.

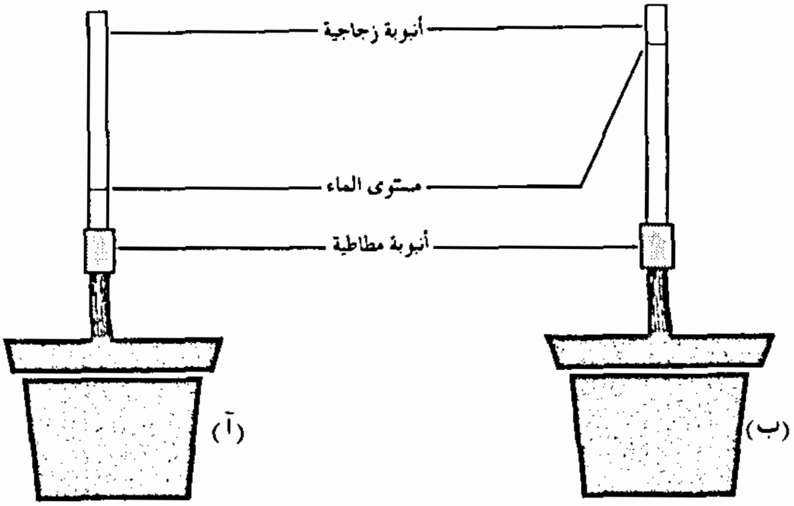
الميكانيكيات ذات الصلة بانتقال الماء Mechanisms involved in the translocation of water:

فى الصفحات السابقة، ناقشنا كيفية امتصاص ونتح النبات للماء. المسافات

التى تفصل بين أعضاء الامتصاص و أعضاء النتح هى فى كثير من الأحيان مسافات طويلة. الانتقال الرأسي للماء من الجذور للأوراق عبر مسافات تزيد عن 200 قدم شائع الحدوث نسبياً فى بعض الغابات الواسعة. إرتفاع بعض الأشجار الطويلة (أشجار الخشب الأحمر مثلاً) يصل حقاً إلى 400 قدم. فى الصفحات التالية سنناقش النظريات المختلفة التى تحاول شرح الكيفية التى يستطيع الماء بموجبها أن يصل إلى مثل هذه الارتفاعات فى النباتات.

الضغط الجذرى Root pressure

الضغطَ الجذرى يمكن مشاهدته فى جذع شجرة أو نبات عشبى بعد نزع المجموع الخضرى مباشرة عصارة الخشب الواقعة تحت ضغط يمكن مشاهدتها تنز من نهاية القطع عند الجذع. إذا نحى المجموع الخضرى لنبات طماطم متشبّع بالماء ووُصل الجذع بأنبوبة مطاط تحمل أنبوبة زجاجية حاوية لقليل من الماء، لأمكن مشاهدة هذا الضغط شكل 5-7 يوضح أنه فى مثل هذه التجربة يُدفع الماء فعلاً إلى أعلى فى الأنبوبة الزجاجية.



شكل 5-7 : طريقة لتوضيح الضغط الجذرى (آ) نبات طماطم بعد تنحية المجموع الخضرى مباشرة (ب) نبات طماطم بعد فترة زمنية من تنحية المجموع الخضرى. لاحظ ارتفاع الماء فى الأنبوبة الزجاجية.

استوكنج Stocking (39) عرف الضغط الجذرى بأنه ضغط يتكون فى عناصر الخشب الوعائية كنتيجة للتفاعلات الأيضية للجذور. بناء عليه الضغط الجذرى يشار إليه كعملية نشطة active process. إلّا أنه يجب أن يفهم بوضوح أن انتقال الماء فى الساق كنتيجة للضغط الجذرى راجع إلى الميكانيكيات الإسموزية (لامحكومة passive) المتكونة نتيجة لامتصاص الجذور النشط للملح (انظر صفحة 120. باستطاعتنا أن نشير إلى الضغط الجذرى كعملية نشطة بمعنى أن الجذور الحية ضرورية لحدوثه.

حاول بعض البحاث توضيح ارتفاع الماء فى النبات على أساس أن هذا يحدث بصفة رئيسية كنتيجة للضغط الجذرى. هناك عدّة أسباب تدل على أن هذا ليس محتملاً. أولاً وقبل كل شيء مقدار الضغط المتكون صغيراً جدّاً بحيث لايكفى لدفع الماء إلى الارتفاعات التى تصل إليها معظم الأشجار. بالرغم من أنه لوحظت قيم تزيد عن 6 ضغط جوى (47)، الضغوط الجذرية التى تزيد عن 2 ضغط جوّى نادرة الوجود. حقاً، الضغط الجذرى منعدم فى المخروطيات والتى هى من بين أطول الأشجار. بالاضافة معظم التقديرات لقدرات الضغط الجذرى على دفع الماء إلى ارتفاعات عالية لاتأخذ فى الاعتبار الاحتكاكات التى تصاحب مرور الماء خلال قنوات الخشب. سبب آخر يدل على أن الضغط الجذرى من المحتمل أن لايكون سبباً جوهرياً فى ارتفاع الماء فى النباتات هو أن معدلات النز عادة أبطأ بكثير من معدلات النتح. أخيراً، عصارة الخشب تحت الظروف العادية هى عموماً واقعة تحت شدّ بدلاً من وقوعها تحت ضغط. وهذه الملاحظة تؤيّد من يجادل بأن الضغط الجذرى ليس عاملاً مهماً فى انتقال الماء. إلّا أنه يجب علينا أن نذكر هنا أنه تحت الظروف الغير ملاءمة للنتح الضغط الجذرى قد يكون عاملاً مهماً فى انتقال الماء. مثال جيد لذلك يتمثل فى الإدماع guttation وهى ظاهرة سببها الضغط الجذرى وتكثر مشاهدتها تحت الظروف الغير ملاءمة للنتح.

النظريات الحيوية Vital theories

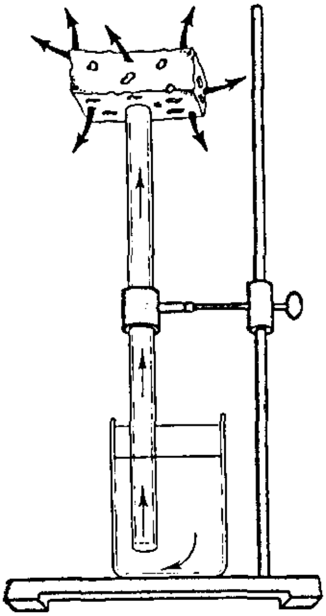
الكثير من البحاث الأوائل اعتقدوا أن صعود الماء فى النباتات يقع تحت

تحكّم «فعاليات حيوية» فى الساق. هذا الاعتقاد من المحتمل أن يكون قد نشأ من حقيقة وجود الخلايا الحية فى نسيج الخشب (بارنشيمة الخشب وخلايا أشعة الخشب). إلّا أن تجارب استراسبيرجر Strasburger (40،41) وآخرون كثيرون تركت لدى علماء النبات الجدد شكوكاً قوية حول صحة النظريات الحيوية لنقل الماء. على سبيل المثال وضّح إستراسبيرجر أن السيقان التى قتلت خلاياها بامتصاص السموم مازالت قادرة على إمتصاص الماء. أنصار النظرية الحيوية أشاروا إلى أن الأوراق على السيقان التى قتلت سرعان ماجفت وماتت مؤيّدين بذلك اطروحتهم بأن الخلايا الحية في الساق ضرورية لانتقال الماء. إلّا أن منتقدى النظرية الحيوية يدعون أنه حيث أن الأوراق تبقى منتفخة بالماء على الأقل لمدّة أيام قليلة فإن سبب ذبول الأوراق من المحتمل أن يكون راجعاً إلى أسباب ثانوية مثل إنسداد الأوعية (30،12،11).

يظهر أنه من المحتمل جدّاً أن يَكون للخلايا الحية للساق دور بسيط فى انتقال الماء. إلّا أن هذا لم تتم برهنته بما لا يدعو مجالاً للشك بعد ومازال موضوع سؤال صغير لكنه مهم لم تتم الإجابة عنه، سؤال يتعلق بالعلاقات المائية للنبات.

نظرية التماسك – الشدّ Cohesion-tension theory

تصور، إذا شئت، أنبوبة زجاجية طويلة مجوفة إحدى نهايتيها مغمورة فى كأس به ماء. الأنبوبة مملوءة بالماء لكى لايكون هناك انقطاع بين الماء فى الأنبوبة والماء فى الكأس. إذا وضعت أسفنجة منقوعة جيداً فى الماء عند النهاية الأخرى للأنبوبة بحيث يتصل الماء فى الأنبوبة بالماء فى الأسفنجة يمكن سحب عمود من الماء غير منقطع من الكأس. هذا يمكن الاسراع به باستعمال مروحة لتحريك الهواء الجاف حول الاسفنجة وبزديادة درجة حرارة المنطقة الملاصقة للاسفنجة باستعمال مصباح حرارى. المعدّل الذى يتحرك به الماء فى الأنبوب يتناسب مباشرة مع معدّل فقدانه من الأسفنجة. الماء المتبخر من الاسفنجة يتم تعويضه من ماء الأنبوبة والذى يتم تعويضه بدوره من الكأس شكل



شكـــل 8-5 : منظومـــة فيزيائيـــة لشرح نظريـــة التماسك–الشد cohesion-tension. الماء المتبخر من الأسفنجة يعوض بمـاء الأنبوبـة الزجاجية والذى يتم تعويضه بدوره من الكأس.

(8-5). كيف يمكن سحب عمـود من المـاء فى أنبوبـة إلـى أعلـى بدون تقطـع العمود؟ لماذا لا ينفصل عمود الماء عن جدران الأنبوبة الزجاجية عندما يكون مشدوداً (أى مسحوبـاً)؟. فى الـفصل الربـاع عرفنـا خواص المـاء التماسكيـة cohesive واللاصقة adhesive. كلا الخاصيتين موضحتان فى العملية المبينـة فى شكل 8-5. جزيئات الماء تتماسك ببعضها وفـى نفس الـوقت تلـتصق بالجـدار الزجاجى للأنبوبة وبناء عليه لا يحدث تقطُّع فى عمود الماء حتى تضعف قوته الرابطة اللاصقة نتيجة لسحب الجاذبية للعمود.

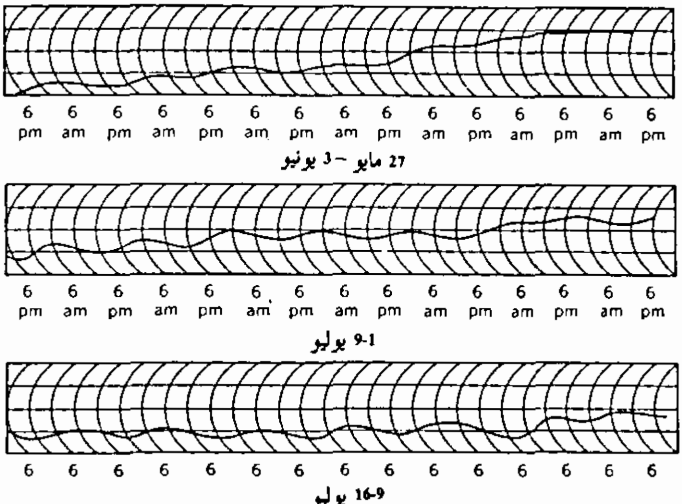
دعنا الآن نقارن هذا المثال الفيزيائى بنبات تامٍ فى بيئة طبيعية. الماء الذى فى الكأس يمكن مقارنته بماء التربة. الأنبوبة الزجاجية تضاهى إلى حدّ ماء أنسجة النبات الوعائية، هذا التشبيه ينطبق بالكامـل علـى الأوعيـة. سطـح التبخـر فى الاسفنجة مشابه لسطح التبخر فى النسيج الوسطى للورقة. إذا افترضنا وجـود عمود غير منقطع من الماء بين ماء التربة وماء نسيج الورقة لكان بإمكاننا أن نرى كيف يمكن للماء أن يسحب من التربة إلى أعلى. بتبخر الماء من خلايا النسيج الوسطى للورقة يزداد الجهـد المائى لهذه الخلايا المتّصِلة مباشرة مع الفراغات الهوائية للورقة. الماء المفقود من سطح الخلية يعوض بالماء المنقول من الخلايا

الداخلية للورقة. محاولة خلايا الورقة معادلة الجهــود المائية يؤدّى فى نهاية الأمر إلى سحب الماء من أوعية الورقة وبذلك توضح أنسجة الخشب فى حالة شدّ (ضغط سالب). حالة الشدّ هذه تنقل خلال أعمدة الماء الغير متقطعة من قمة النبات إلى المجموع الجذرى.

هل لدينا برهان على أن محتويات أوعية الخشب فى نبات عادى النتح واقعة، فى الحقيقة، تحت شدّ؟ لا يوجد برهان مباشر نظراً لأن قياسات الشدّ بالطرق المعروفة تقطع أعمدة الماء منهية بذلك أى شدّ قد يكون موجوداً. إلّا أنه هناك العديد من البراهين الغير مباشرة والتى تثبت أن محتويات الخشب أثناء النتح هى فى حالةِ شدّ ثَتْ Thut (43) وضّح أنه إذا قطع مجمـوع خضرى مورق تحت الماء وأوصل بإحكام بمقياس ضغط زئبقـى لأمكنـه تدعيـم عمـود زئبـق فوق مستوى الضغط الجوى. عمود الماء المتصل بزئبق مقياس الضغط واقع تحت شدّ تحت هذه الظروف. إذا قطع غصن شجرة سريعة النتح يختفى ماء الأوعية الخشبية بسرعة من منطقـة القطـع (29) مبيّنـا بذلك أن المـاء واقـع تحت شدّ. توضيح دافع لحالة الشدّ الواقع تحتها الماء فى النبات أثناء نتحها يمكن رؤيته فى تغيرات أقطار جذوع الأشجار عند قياسها بجهاز الديندوجـراف dendograph. عندما يكون الماء في الأوعية واقع تحت شدّ فإنه نظراً لخواص الالتصاق يسبب انكماشاً فى اقطار هذه الخلايا. بالرغـم من أن الزيـادة فى القطـر لاقيمـة لهـا ولايمكن قياسها بالنسبة للعنصر الخشبى الواحد، التأثير الكلى يمكن تسجيلـه باستعمال الديندوجراف. هذا الجهاز يعطى تسجيلاً متواصلاً لتغيرات قطر جذع ما خلال مدّة زمنية ما. كما هو متوقع ينقص القطر خلال النهار أى خلال فترات النتح العالى ويزداد خلال فترات النتح المنخفض مثال لذلك موضح فى شكل 9-5.

فى شكل 9-5 لاحظ أنه فى نهاية مايو وبداية يونيو يكون النتح منخفضاً نسبياً وبناء عليه تحدث تغيرات بسيطة فقط فى قطر الجذع. إلّا أنه مع ارتفاع درجة الحرارة والنتح خلال يوليو تتضح الاختلافات فى قطر الجذع (17).

لو افترضنا أننا اقتنعنا بأن الماء-نظراً لخواصه التماسكية واللاصقة وللتركيب التشريحى لنسيج الخشب – يمكن سحبه فى النبات إلى أعلى كسلسلة غيـر



شكل 9-5 : الزيادة والنقصان فى القطر النسبى لشجرة خوخ امريكية (Fagus granditolia Ehrh) مقاسة بالديندوجراف. البيانات جُمعت لمدّة ثلاث فترات مدّة كل منها أسبوعاً. pm = بعد منتصف النهار، am = بعد منتصف الليل.

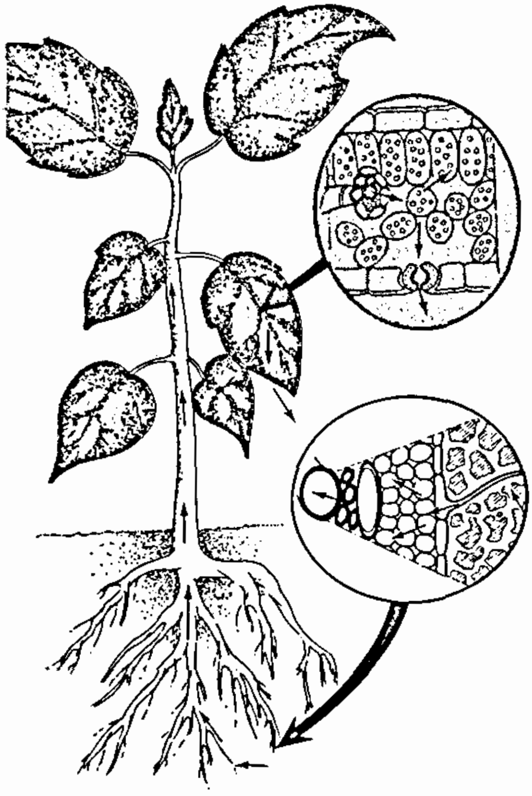
(After H. C. Fritts. 1958. Ecology 39:705.)

متقطعة، لكان سؤالنا هو «هل يمكن لقوة شدّ الماء أن تدعّم عموداً من الماء يصل بالضرورة إلى قمم أعلى الأشجار؟». الاجابة على هذا السؤال هى نعم. قياسات قوى الشّد للماء أثبتت أنها تزيد عن 30 بار. لرفع الماء إلى قمة شجرة ارتفاعها 400 قدم يتطلب فرقاً فى الضغط مقداره 13 بار بين القمة والقاعدة. فى الشرح الموضح أعلاه أهملنا ذكر الاحتكاك الذى يلاقيه الماء المنقول فى نشيج الخشب. بالرغم من أن هذا له اعتباره، واضح أن قوى الشد للماء كافية للتغلب على قوى الاحتكاك والجاذبية التى يواجهه الماء فى ارتفاعه الرأسى فى النبات.

نظرية التماسك – الالتصاق، كان أول المُقدمين لها ديكسون Dixon (13،14)، هى التفسير الأكثر قبولاً اليوم لحركة الماء فى النباتات الضغط الجذرى قادر على تحريك الماء فى اتجاه علوى فى النبات ولكن ليس بالكمية أو الارتفاع الضروريان لمعظم النباتات. أقوى تأييد لنظرية التماسك – الالتصاق هو أنها من المحتمل أن تكون النظرية الوحيدة التى عملت حساباً لكمية ولمعدل الماء المنقول فى نبات عال النتح.

المسلك المائى Path of water

الآن لابد أننا عرفنا جيداً الأنسجة التى تواجه الماء المنقول من التربة إلى أوراق النبات شكل 5-10 يوضح رسماً تخصيطياً لمسلك الماء فى النبات. الماء يمتص أولاً من التربة بواسطة الشعيرات الجذرية وخلايا البشرة الأخرى فى منطقة الشعيرات الجذرية أو فى المنطقة القريبة منها. ينتقل الماء بعد ذلك خلال نسيج القشرة ويعبر البشرة الداخلية endodermis والبيريسيكل وفى النهاية يدخل قنوات الخشب. نشيج الخشب فى الجذر متصل مباشرة مع نسيج الخشب فى الساق ممكّنا بذلك الماء من أن يمر من الجذر إلى الساق. نشيج الخشب كثير التفرع مكوناً بذلك شبكة معقدة من النسيج الموصل للماء تنتهى فى النهاية فى أوعية الورقة الدقيقة. الماء يتحرك من أوعية الورقة إلى داخل خلايا النشيج الوسطى حيث يتم تبخره من سطح هذه الخلايا وفى النهاية يفقد من الثغور إلى الجو المحيط بالنبات كبخار ماء.



شكل 5-10 : مسلك الماء فى النبات

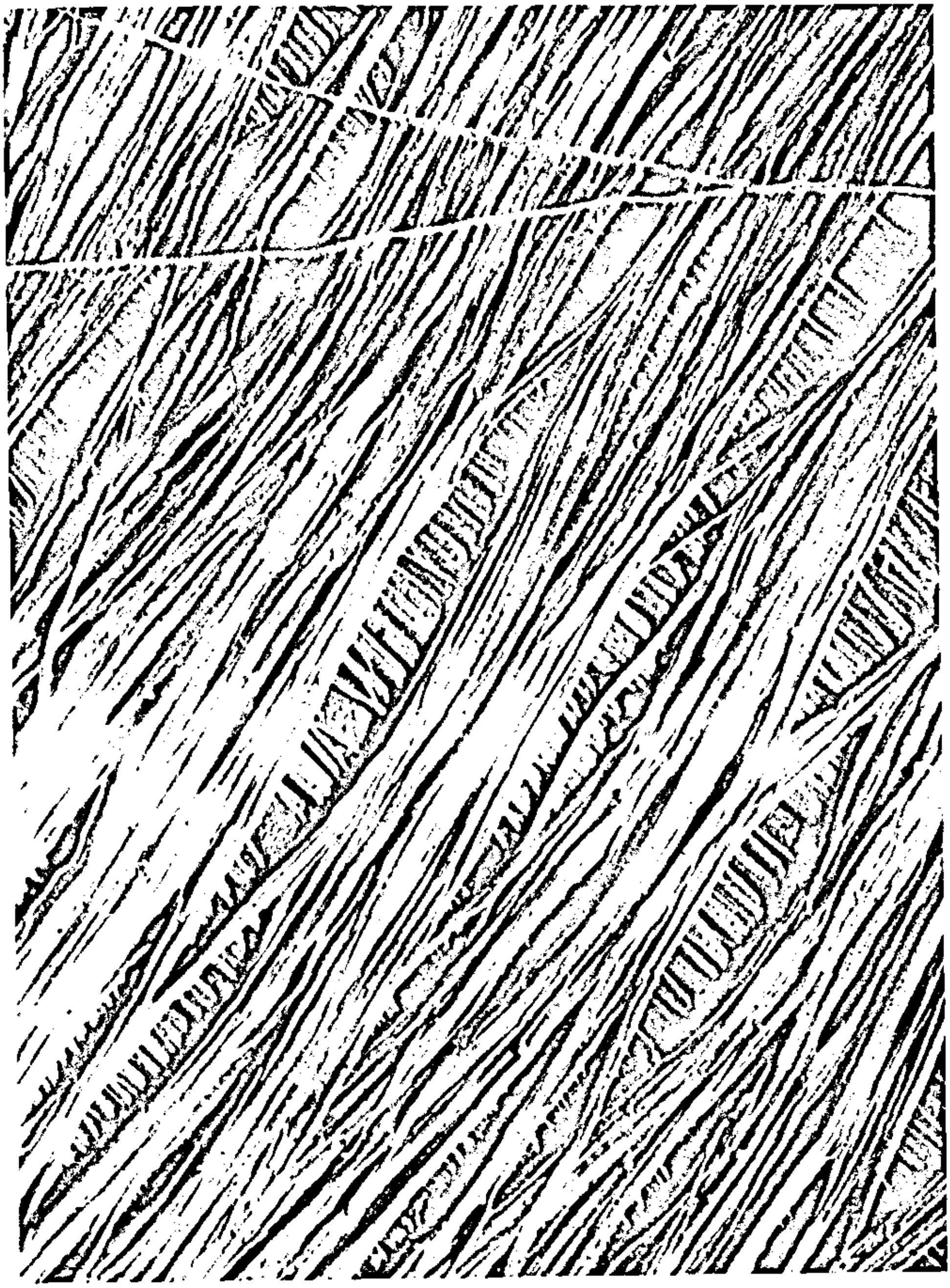
REFERENCES

1. Addoms, R. M. 1946. Entrance of water into suberized roots of trees. *Plant Physiol.* 21:109.
2. Anlel, O. M. van. 1953. The influence of salts on the exudation of tomato plants. *Acta Botan. Neerl.* 2:445.
3. Bennet-Clark, T. A., A. D. Greenwood, and J. W. Barker. 1936. Water relations of osmotic pressures of plant cells. *New Phytologist* 35:277.
4. Bogen, H. J., and H. Prell. 1953. Messung nichtosmotischer Wasseraufnahme an plasmolysierten Protoplasten. *Planta* 41:459.
5. Breazeale, E. L. 1950. Moisture absorption by plants from an atmosphere of high humidity. *Plant Physiol.* 25:413.
6. Breazeale, E. L., W. T. McGeorge, and J. F. Breazeale. 1951. Movement of water vapor in soils. *Soil Sci.* 71:181.
7. Breazeale, E. L., W. T. McGeorge, and J. F. Breazeale. 1951. Water absorption by leaves. *Soil Sci.* 72:239.
8. Breazeale, J. F., and W. T. McGeorge. 1953. Exudation pressure in roots of tomato plants under humid conditions. *Soil Sci.* 75:293.
9. Cormack, R. G. H. 1949. The development of root hairs in angiosperms. *Botan. Rev.* 15:583.
10. Crafts, A. S., and T. C. Broyer. 1938. Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. *Am. J. Botan.* 25:529.
11. Dixon, H. H. 1909. Vitality and the transmission of water through the stems of plants. Notes Botany School, Trinity College, Dublin, 2:5; *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc.* 12:21.
12. Dixon, H. H. 1910. Transpiration and the ascent of sap. *Progressus Rei Botanicae* 3:1.
13. Dixon, H. H. 1914. *Transpiration and the ascent of sap in plants.* London: The Macmillan Company.
14. Dixon, H. H. 1924. *The transpiration stream.* London: University of London Press.
15. Esau, K. 1958. *Plant anatomy.* New York: Wiley.
16. Fox, D. G. 1933. Carbon dioxide narcosis. *J. Cell. Comp. Physiol.* 3:75.
17. Fritts, H. C. 1958. An analysis of radial growth of beech in a central Ohio forest during 1954–1955. *Ecology* 39:705.
18. Gessner, F. 1956. Die Wasseraufnahme durch Blätter und Samen. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 3:215.
19. Grossenbacher, K. A. 1938. Diurnal fluctuation in root pressure. *Plant Physiol.* 13:669.
20. Grossenbacher, K. A. 1939. Autonomic cycle of rate of exudation of plants. *Am. J. Botany* 26:107.
21. Haise, H. R., H. J. Haas, and L. R. Jensen. 1955. Soil moisture studies of some Great Plains soils. II. Field capacity as related to ⅓ atmosphere percentage and "Minimum Point" as related to 15– and 26–atmosphere percentages. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 10:20.
22. Kozlowski, T. T. 1964. *Water metabolism in plants.* New York: Harper and Row.
23. Kramer, P. J. 1937. The relation between rate of transpiration and rate of absorption of water in plants. *Am. J. Botany* 24:10.
24. Kramer, P. J. 1949. *Plant and soil water relationships.* New York: McGraw-Hill.

25. Kramer, P. J., and W. T. Jackson. 1954. Causes of injury to flooded tobacco plants. *Plant Physiol.* 29:214.
26. Kramer, P. J. 1956. Roots as absorbing organs. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 3:188.
27. Kramer, P. J. 1959. Transpiration and the water economy of plants. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology.* New York: Academic Press.
28. Kramer, P. J. 1969. *Plant and soil water relationships.* New York: McGraw-Hill.
29. McDermott, J. J. 1941. The effect of the method of cutting on the moisture content of samples from tree branches. *Am. J. Botany* 28:506.
30. Overton, J. B. 1911. Studies on the relation of the living cells to the transpiration and sap-flow in *Cyperus.* II. *Botan. Gaz.* 51:102.
31. Richards, L. A., and L. R. Weaver. 1944. Moisture retention by some irrigated soils as related to soil moisture tension. *J. Agr. Res.* 69:215.
32. Roberts, E. A., M. D. Southwick, and D. H. Palmiter. 1948. A microchemical examination of McIntosh apple leaves showing relationship of cell wall constituents to penetration of spray solutions. *Plant Physiol.* 23:557.
33. Seifriz, W. 1942. *Some physical properties of protoplasm and their bearing on structure: the structure of protoplasm.* Ames, Iowa: Iowa State College Press.
34. Skoog, F., T. C. Broyer, and K. A. Grossenbacher. 1938. Effect of auxin on rates, periodicity, and osmotic relations in exudation. *Am. J. Botany* 25:749.
35. Slatyer, R. O. 1955. Studies of the water relations of crop plants grown under natural rainfall in northern Australia. *Australian J. Agr. Research* 6:365.
36. Slatyer, R. O. 1957. The significance of the permanent wilting percentage in studies of plant and soil water relations. *Botan. Rev.* 23:585.
37. Slatyer, R. O. 1957. The influence of progressive increases in total soil moistures stress on transpiration, growth and internal water relationships of plants. *Australian J. Biol. Sci.* 10:320.
38. Stiles, W. 1924. *Permeability.* London: Wheldon & Wesley.
39. Stocking, C. R. 1956. Root pressure. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 3:583.
40. Strasburger, E. 1891. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. *Hist. Beitr. Jena* 3:609.
41. Strasburger, E. 1893. Über das Saftsteigen. *Hist. Beitr. Jena* 5:1.
42. Thimann, K. V. 1951. Studies on the physiology of cell enlargement. *Growth Symposium* 10:5.
43. Thut, H. F. 1932. Demonstrating the lifting power of transpiration. *Am. J. Botany* 19:358.
44. Vaadia, Y. 1960. Autonomic diurnal fluctuations in rate of exudation and root pressure of decapitated sunflower plants. *Physiol. Plant.* 13:701.
45. Wadleigh, C. H., and A. D. Ayers. 1945. Growth and biochemical composition of bean plants as conditioned by soil moisture tension and salt concentration. *Plant Physiol.* 20:106.
46. Wadleigh, C. H., H. G. Gauch, and O. C. Magistad. 1946. Growth and rubber accumulation in guayule as conditioned by soil salinity and irrigation regime. *U. S. Dept. Agr. Tech. Bull.* 925.
47. White, P. R. 1938. "Root pressure"—an unappreciated force in sap movement. *Am. J. Botany* 25:223.

CARBOHYDRATE METABOLISM AND TRANSLOCATION

أيـض الـكـربـوهـيـدريت والـنـقـل



صورة مجهرية إلكترونية لجدار خلية Valonia macrophysa تبين وضع ألياف السليلوز. (هدية من ك. موهيلثالر).

الفصل السادس

الانـزيـمـــات Enzymes

مــقـــدمــة Introduction

الحالة الديناميكية للكيمياء الحيوية للمنظومات الحية هى فى معظمها تحت تحكم عوامل مساعدة عضوية تسمى الأنزيمات enzymes. الأنزيم بروتين (وهكذا فهو من مصدر حى) قادر على زيادة كفاءة التفاعلات الكيميائية الحيوية زيادة هائلة والأنزيم عموما متخصص بالنسبة لتفاعل ما. كما هو الحال بالنسبة للعوامل المساعدة الغير العضوية النواتج النهائية للتفاعل لا تتأثر بالأنزيم. بالرغم من أن التفاعل الكيميائى الحيوى يستمر إلى نهايته فى غياب الأنزيم، فان العملية تكون متناهية فى البطء - بطيئة جداً حقاً بدرجة تستحيل معها الحياة كما نعرفها. حقا بإمكان المرء أن يذهب بعيداً إلى حد القول أن بين الأنزيمات والحياة زواج لا ينفصل.

الإغريق القدماء كانوا أول من استعمل الأنزيمات للأغراض العملية حيث استخدموا فعالية الأنزيمات فى عملية التخّمر وانتاج النبيذ. الاستعمالات الأخرى التى تحتاج لفعالية الأنزيمات والتى عرفت منذ زمن بعيد هى صناعة الجبن والخبز وانتاج الخل. خلال مسيرة تحسين نوعية الإنتاج لهذه المواد (النبيذ على الأخص) عُرف بطريقة غير مباشرة الكثير عن فعالية الأنزيمات مما أدى فى النهاية إلى الإعتراف بالخلايا الحية كشريك أساس. الكثير من الفضل فى هذا العمل يجب أن يعود إلى لويس باستير Louis pasteur العالم الفرنسى العظيم. فى كل هذا العمل المبكر اعتبرت الخلايا الحية السليمة هى المسؤولة عن الفعاليات المشاهدة وليس الأنزيمات. إلا أن تقدماً مهماً فى دراسة الانزيمات تم انجازه عندما أكتشف بخنز Buchner 1897 أن عصارة خلايا الخميرة بإمكانها تخمير السكر. بعبارة أخرى لاحظ بخنز أن خلايا الخميرة الحية ساهمت بعامل أو بعوامل قادر أو قادرة على تخمر السكر فى وسط خال من الخلايا.

التقدم المهم التالى فى دراسة الأنزيمـات كان فَصْلُ سَمَـرْ Summer (6) فى سنة 1926 لأنزيم يُريز Urease واكتشافه أن الأنزيمات هى بروتينات. مُلاحظة أن الأنزيمات هى بروتينات قوبلت بكثير من التشكيك. لكـن بفصل العديـد من الأنزيمات والتى تبين بدون منازع أنها بروتينات فى طبيعتها انتهـى التشكيك وقبل العالم بأجمعه حقيقة أن الأنزيمات هى بروتينات.

طبيعة الأنزيمات Nature of enzymes

الأنزيمات عوامل مساعدة عضوية ولذلك فللإنزيمات الكثيـر من خصائص العوامل المساعدة الغير عضوية ولذلك يمكن تمييزها كالآتى:

(1) الأنزيمات فعالة بمقادير متناهية فى الصغر. أى أنه يَلْزِم فقط مقدار صغير من الأنزيم لتفاعل كيميائى حيوى ما لكى يتحول مقدار كبير من مادة الأساس إلى نواتج. المصطلحات «مادة الأساس Substrate» و «والناتج Product» يعنيان المواد التى تَبْدَأ التفاعل والمواد التى تُنْتَج من التفاعل. عدد المولات من مادة الأساس التى يحولها مول واحد من الأنزيـم فى الدقيقـة تسمـى العـدد الناتـج Turnover number للأنزيم. مثال درامى للاختلافات بين فعاليات الأنزيمات فى التفاعلات الكيميائية الحيوية المختلفة يمكن مشاهدته بمقارنة العدد الناتج لهذه الأنزيمات، هذا الرقم يتروا‌ح ما بين 100 إلى 3,000,000.

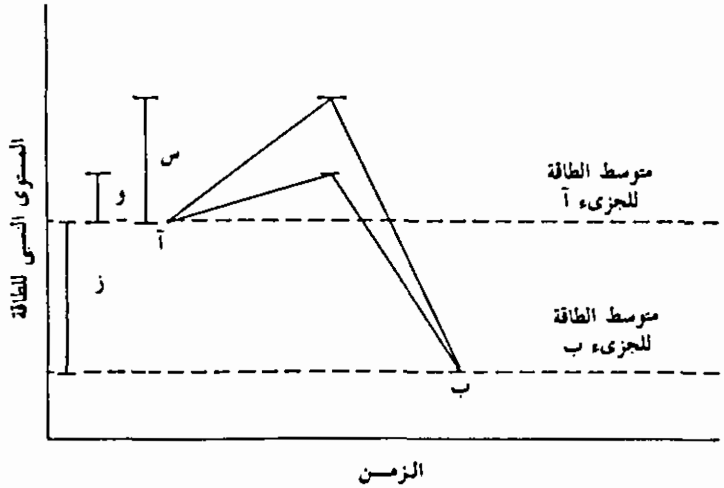
(2) العوامل المساعدة الحقيقة لا تتأثر بالتفاعل الذى تحفزه. هذه الخاصية للعامل المساعد المثالى تنطبق بدقـة متناهيـة علـى الأنزيمـات تحت الظـروف الثابتة. نظراً للطبيعة البروتينية للأنزيمات فعاليتهم محصورة فى مجالات ضيقة بالنسبة لدرجات الحرارة؛ pH إلخ. تحت الظروف التى لاتهىء للأنزيم أحسن تفاعل الانزيم مركـب غير ثابت نسبياً وقد يتأثر بالتفاعل الذى يحفزه.

(3) بالرغم من أن الأنزيم يكمل التفاعـل بسرعـة فانـه لا يؤثـر علـى توازن التفاعل. التفاعلات المتعاكسة الموجودة عادة فى المنظومة الحية تسيـر نحـو التوازن بمعدل بطيء جداً فى غياب الأنزيمات. إلا أن الأنزيم يُسرع التفاعل فى كلا الإتجاهين، أى أن التفاعل يصل إلى التوازن بمعدل أسرع بكثير.

(4) الفعل المُحفّز مُتخصص - الأنزيمات تظهر تخصصا للتفاعلات التى تحفزها. أى أن الأنزيم الذى يحفز تفاعل ما قد لايحفز تفاعل آخر. هذا التخصص محدد جداً بالنسبة لبعض الأنزيمات وأكثر تعميما بالنسبة لأنزيمات أخرى. بالرغم من ذلك ميزة التخصص تبقى أحد الخواص المهمة للأنزيمات.

كيف يُسرع أنزيم محفز تفاعل ما.؟ أحسن إجابة لهذا السؤال ربّما تكمن في شرح ما يحدث لمادة (أ) عندما تتحول عفويا إلى مادة (ب)، أولا فى غياب الأنزيم وبعد ذلك فى وجود الأنزيم. لعدد ما معطى من جزئيات مادة (أ) عند درجة حرارة محددة هناك متوسط معين من الطاقة الحركية. بالرغم من أن معظم الجزئيات تحمل متوسط الطاقة الحركية، القليل من الجزئيات يحمل طاقة اعلى أو أقل من متوسط الطاقة الحركية نظراً للتصادم. يشار إلى هذه الجزئيات بالجزئيات «الغنية بالطاقة energ - rich» أو «المفتقرة إلى الطاقة energ - poor». حيث أن التفاعل الذى نشرحه (أ←ب) عفويا، متوسط الطاقة الحركية لجزئيات (أ) اعلى من متوسط الطاقة الحركية لجزئيات (ب). إلا أن جزئيات (أ) الغنية بالطاقة فقط قادرة على التفاعل والتحول إلى جزئيات (ب). بناءاً عليه فى أى وقت جزئيات قليلة فقط، كنتيجة للتصادمات الجزئية، بأمكانها أن تصل إلى مستوى الطاقة اللازم للتفاعل. الطاقة، أعلى من المتوسط، اللازمة لتفاعل (أ) وتحوله إلى (ب) تسمى «الطاقة المنشطة activation energy» للتفاعل (ب) ربما يتحول أيضا إلى (أ) لكن الطاقة المنشطة للتفاعل (ب← أ) أعلى بسبب حالة الطاقة المنخفضة لـ (ب) بالمقارنة مع (أ).

إحدى الطرق للتغلب عل عائق الطاقة المنشطة هى امداد الحرارة. بزيادة درجة الحرارة تُحّمل اعدادُ أكثر من جزئيات (أ) بما يكفيها من الطاقة التنشيطية لتتحول عفويا إلى (ب). طريقة أخرى، عملية أكثر، للتغلب على عائق الطاقة المنشطة هى من خلال استخدام الأنزيمات. الأنزيم يخفض الطاقة المُنشطة للتفاعل. يعتقد أن الأنزيم يتفاعل مع الجزئيات الغنية بالطاقة والجزئيات المفتقرة إلى الطاقة على حد السواء مكونا مركباً مرحلياً. هذا المركب، بدوره، يتفاعل ويطلق الأنزيم ويكون نواتج التفاعلات. الآن إذا كانت الطاقة المنشطة المكونة



شكل 6-1 : رسم تخطيطى يمثل متطلبات الطاقة للتفاعل (آ ← ب) فى غياب وفى وجود الأنزيم؛ الرمز «س» يمثل طاقة التنشيط فى غياب الأنزيم؛ «و» يمثل طاقة التنشيط فى وجود الأنزيم؛ «ز» يمثل الطاقة المنطلقة فى التفاعل.

والمفككة لهذا المركب منخفضة، جزئيات (أ) التى بإمكانها المساهمة فى التفاعل أكثر مما هى عليه فى غياب الأنزيم.

على سبيل المثال فى غياب كاتاليز الطاقة المنشطة اللازمة لتفتيت H_2O_2 هى 18,000 /سعر/مول ولكن فى وجوده هى 6,400 /سعر/مول. يجب ملاحظة أنه عند خفض الطاقة التنشطية لتفاعل ما فالطاقة تخفض بالنسبة للتفاعل المتجه إلى الأمام والتفاعل المتجه للخلف. بعبارة أخرى الأنزيم يُسرع التفاعل إلى توازنه. هذه الأسس موضحة برسم تخطيطى فى شكل 6 - 1 .

التسمية والتخصص Nomenclature and specifity

عادة الأنزيمات تسمى طبقا لمادة الأساس التى تهاجم الأنزيمات أو لنوع التفاعل الذى تحفزه. عادة تضاف الحروف «يز» «suffix - ase» إلى اسم مادة الأساس المُهَاجمة. وهكذا الأنزيمات أرجنيز arginase وتيروسينيز tyrosinase يهاجمان مادتى الأساس ارجنين وتيروسين على التوالى. الأنزيمات يمكن أيضا

تجميعها تحت تسميات أكثر تصميما توضح مجموعة معينة من المركبات المُهَاجمة. وهكذا هناك الليبيزات، الكربوهيدريزات والبروتينيزات إلخ. أخيراً الأنزيمات يمكن أن تسمى طبقا إلى نوع التفاعل الذى تحفزه. مثال ذلك الهيدروليزات، الأكسيديَزات، الكربوكسيليزات والفسفوريليزات. لسوء الحظ بعض التسميات القديمة مازالت موجودة فى المراجع وقد يتعرض المرء من حين لآخر لإسم أنزيم ما لا يمت بصلة – إلى التفاعل الذى يحفزه هذا الأنزيم. عادة هذا إستثناء أكثر من كونهِ قاعدة. طلبة الكيمياء الحيوية المجدون يجب عليهم أن يعودوا أنفسهم على الأسماء والأرقام المنهجية التى أوصت بها لجنة الأنزيماتَ التابعة للإتحاد الدولى للكيمياء الحيوية.

تخصص أنزيم ما هو أحد الملامح المهمة لأيض المنظومة الحية. خاصية التحفيز للأنزيم محصورة فى تفاعل أو مجموعة من التفاعلات المتقاربة. على سبيل المثال الأنزيم يُريز Urease يخص اليوريا بدرجة كبيرة.

$$\text{يوريا + ماء} \xrightarrow[\text{يريز}]{\text{urease}} \text{ثانى أكسيد الكربون + أمونيا}$$

على النقيض من ذلك بعض الأنزيمات أقل تخصصا وتخصصها يمكن أن ينحصر فى رباط كيميائى معين. هكذا بعض الإستريزات esterases قادرة على التفاعل مع رباط الإستر الذى يربط بين الأحماض الدهنية والكحولات المختلفة بدون الكثير من التمييز بين أى من روابط الإستر. إلا أن الإستريزات متخصصة بمعنى أنهم يحفزون الإنشقاق المائى للروابط الإسترية فقط. ذلك يعنى أنهم لا يحفزون التحلل المائى للروابط الكيميائية الأخرى ولا يحفزون تفاعلات الأكسدة أو تفاعلات التنحية الكربونية «decarboxylation».

التصنيف Classification

إن عدم ملاءمة الطريقة الحالية لتصنيف الأنزيمات واضح لأى طالب دارس لأيض الخلية. ماهو أكثر إحتمالا هو أن الجزء الأكبر من هذا راجع إلى معلوماتنا الضحلة عن تركيب البروتينات، وبالتالى عن تركيب الأنزيم. إلا أن

تعاملنا مع العدد الهائل للأنزيمات الفعالة فى الأيض، يحتاج إلى طريقة ما للتصنيف مهما كانت نواقصها. هنا سنحاول تصنيف الأنزيمات تصنيفا بسيطا جداً فقط مبنى على نوع التفاعل الكيميائى المحفّز. هٰذا معظمه سيكون كافيا لنقاش الأيض النباتى الذى يتبع هٰذا الفصل.

الأنزيمات المائية hydrolytic enzymes

الأنزيمات المائية تحفز إضافة عناصر الماء إلى رباط معين فى مادة الأساس. تصنيف هذا النوع من الأنزيمات كأنزيمات مائية هو تصنيف عشوائى. حيث أن معظم التفاعلات المائية عكسية، يمكن تسمية الأنزيمات المائية بالأنزيمات المكثفة أو المكونة.

$$R'OH + RCOOH \overset{HoH}{\rightleftharpoons} RCO - OR'$$

بعض الأمثلة للأنزيمات المائية هى إسترزات والكربوهيدريزات والبروتييزات proteases.

انزيمات الأكسدة ـ الإختزال Oxidation - reduction enzymes

أنزيمات الأكسدة ـ الإختزال تحفز تنحية أو إضافة الهيدروجين، الأكسجين، أو الإلكترونات من أو إلى المادة الأساسية التى تتأكسد أو تختزل فى العملية.

$$AH_2 + R \leftarrow A + RH_2 \quad \text{(تنحية هيدروجين)}$$

$$RO_2 \leftarrow O_2 \tfrac{1}{2} + RO \quad \text{(إضافة أكسجين)}$$

$$e^- + R^{3+} \leftarrow R^{2+} \quad \text{(تنحية إلكترونات)}$$

هذه الأنزيمات تشغل مكاناً كبيراً فى الأيض الخلوى ونظرا لأهميتهم سنناقش وظيفتهم الأيضية بالتفصيل فى جزء لاحق. امثلة لأنزيمات الأكسدة ـ الإختزال هى الديهيدروجينيزات dehydrogenases والأكسديزات oxidases.

الفوسفوريليزات phosphorylases

الفوسفوريليزات تحفز الإنشقاق الفوسفورى الإنعكاسى لرباط معين فى مادة الأساس. الفوسفوريليزات المعروفة جيداً هى تلك التى تحفز إضافة عناصر حامض الفوسفورك إلى روابط $\alpha(1 \rightarrow 4)$ الجليكوسيدية للنشأ والجليكوجين.

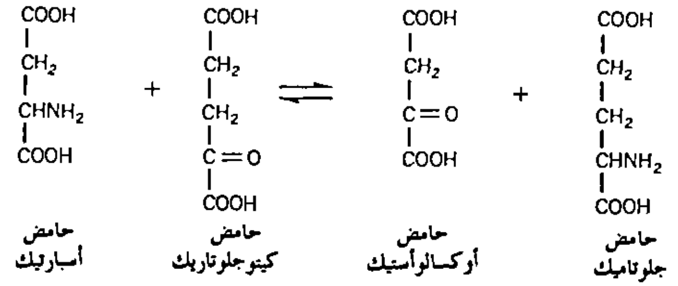
نشأ + فوسفات ⇌ جليكوز – 1 – فوسفيت

فعالية هٰذه الأنزيمات تضاهى إلى حد ما مثيلها فى الأنزيمات المائية بإستثناء إضافة عناصر حامض الفوسفورك بدلا من الماء.

الترانسفيريزات «الأنزيمات الناقلة» Transferases

الترانسفيريزات تحفزانتقال مجموعة من جزىء مانح إلى جزىء قابل. هذه مجموعة كبيرة جداً وتشمل أنزيمات مثل الترانسجليوسايديزات Transglycosidases، الترانسبيبتاديزات Transpeptidases، الترانس أمينيزات Transaminases، الترانسميثيليزات Transmethylases والترانس أسيليزات Transacylases. من المحتمل أن المثل المعروف أكثر من غيره بالنسبة للترانسفيريزات هو الأنزيم جلوتاميك – أسبارتيك ترانست أمينيز. هذا الأنزيم يحفز نقل مجموعة أمين من حامض الجلوتاميك إلى حامض اوكسالوأستيك ليكون حامض أسبارتيك.

شكل 6



الكربوإكسيليزات Carboxylases

الكربوإكسيليزات تحفز إضافة أو تنحية ثانى أكسيد الكربون. مثال لأنزيم ينحى CO_2 هو جلوتاميك ديكاربوإكسيليز glutamic decarboxylase. هذا الأنزيم يُحفز تنحية CO_2 من حامض الجلوتاميك لينتج حامض y- أمينوبيوتاريك.

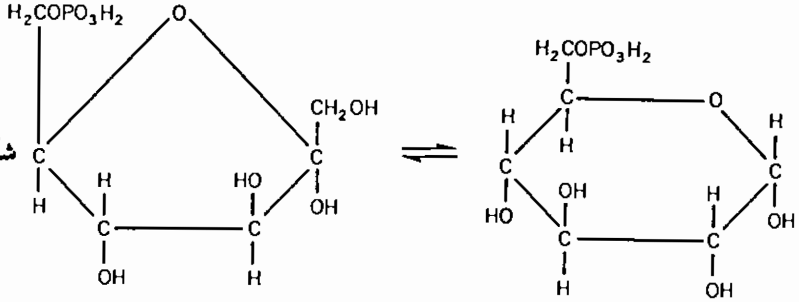
حامض جلوتاميك ⇌ حامض أمينوبيوتاريك + CO_2

مثال لأنزيم يحفز إضافة CO_2 هو كاربوكسيديميتيز Carboxydimutase. هذا الأنزيم مهم فى البناء الضوئى حيث يحفز إضافة CO_2 للرايبوليز 1-5 ثنائى الفوسفيت. هذا التفاعل سيناقش بتفاصيل أكثر فى فصل لاحق يخص البناء الضوئى.

الأيسوميريزات Isomerases

الأيسوميريزات تحفز التحول الداخلى interconversion لسكريات الألدوز والكيتوز. مثال ذلك تحويل جليكوز-6- فوسفيت إلى فركتوز-6- فوسفيت يحفزه الأنزيم. فوسفوجليكوأيسوميريز Phosphoglucoisomerase.

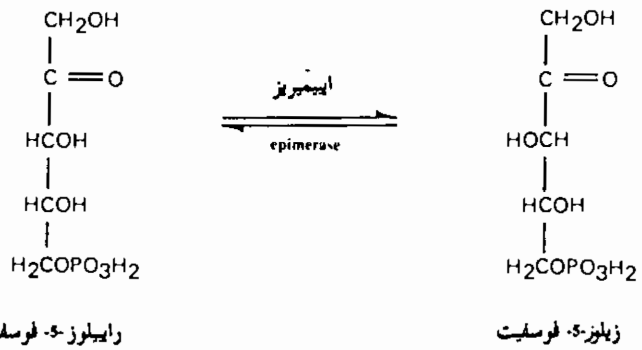
شكل 6 ب



فركتوز-6- فوسفيت — جليكوز-6- فوسفيت

الإيبيميريزات Epimerases

الإيميريزات أنزيمات تحفز تحويل سكر أو أحد مشتقات السكر إلى ايبيمير هذا السكريات أو مشتقاتها. الأبيميرات هى جزئيات تختلف فقط



شكل 6 ج

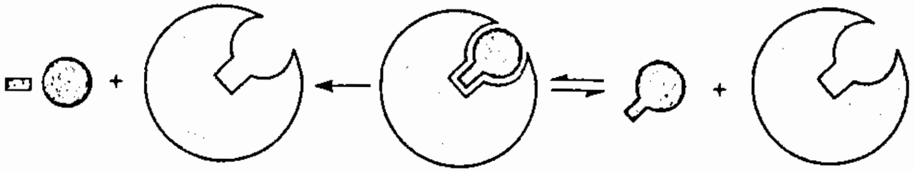
بالنسبة لتشكيل ذرة كربون واحدة وتحول جزىء ما إلى الإيمير الذى يخصه يسمى الإيبيميرايزبشن. مثال لذلك هو التحول الإنعكاسى للزيلوز -5- فوسفيت إلى رايبيلوز -5- فوسفيت.

مركب الأنزيم - مادة الأساس Enzyme-Substrate Complex

دراسات حركية Kinetics فعل الأنزيم متمشية مع مفهوم أن الأنزيمات تتحد مع موادها الأساسية قبل أن تكون نواتج التفاعلات التى تحفزها. بتعبير آخر الأنزيم ومادة الأساس يكونان مركب وسطى قبل أن يكون تحلل مادة الأساس ممكنا.

أ + س ⇌ أس ← أ + ن

يعتقد أن للأنزيمات مواقع فعّالة تربط الأنزيم مع مادة الأساس ربطا وثيقا. الإحتمال هو أنه قد يوجد بل أن هناك العديد من هذه المواقع على جزىء انزيم كبير الحجم. إذا تصورنا أنزيم ما له الكثير من المواقع الفعالة محاط بالعديد من جزئيات مادة الأساس، والتى هى صغيرة جداً بالمقارنة، بامكاننا أن نرى فى الحال أن الإصطدامات العشوائية تلعب دوراً مهما فى تفاعلات الأنزيم مع مادة الأساس. حيث أن الجزء الأكبر للأنزيم لا توجد به مواقع فعالة لابد من حدوث الكثير من الإصطدامات قبل حدوث الإصطدام الفعال. إلا أنه إذا وجد مايكفى من مادة الأساس فإن المواقع الفعالة للأنزيم قد تحتل بأكملها وتكون سرعة



شكل 6-2 : رسم تخطيطى يمثل تفاعل الأنزيم –مادّة الأساس.

التفاعل عند منتهاها – مع الحفاظ على كل العوامل الأخرى ثابتة.

فى الصفحات السابقة ناقشنا تخصص الأنزيمات. مركب الأنزيم – مادة الأساس يعطى تعليلا جيداً لهذه التخصص ماهو ظاهر هو أن المواقع الفعّالة تتشكّل بكيفية خاصة فى داخل الطيات العديدة لجزىء الأنزيم. جزئيات مادة الأساس المشكلة بهذه الطريقة هى فقط التى بإمكانها أن تدخل بدقة فى هذه المواقع الفعالة شكل (6-2).

البرهان الغير مباشر الذى يؤيد صحة نظرية مركب الأنزيم – مادة الأساس يمكن أن يوجد فى دراسة مفعول المعوقات فى فعالية الأنزيم. التركيبات المشابة لجزىء الأساس قد، فى بعض الأحيان، تحتل مواقع فعالة على الأنزيم والتى عادة تُحتل بواسطة مادة الأساس. المركب المتكون حديثا إنعكاسى وغير فعال بالنسبة لتكوين النواتج. بتعبير آخر هذه التركيبات المتشابه تتنافس مع جزىء الأساس العادى على دخول المواقع الفعالة للأنزيم. المواد التى تعمل على هذا المنوال تسمى معوقات تنافسية competitive inhibitors.

انزيم + معوق ⇌ انزيم – معوق

يمكن التغلب على المعوقات التنافسية بزيادة تركيز مادة الأساس بحيث تُحْتَل جميع المواقع الفعالة بواسطة جزئيات الأساس.

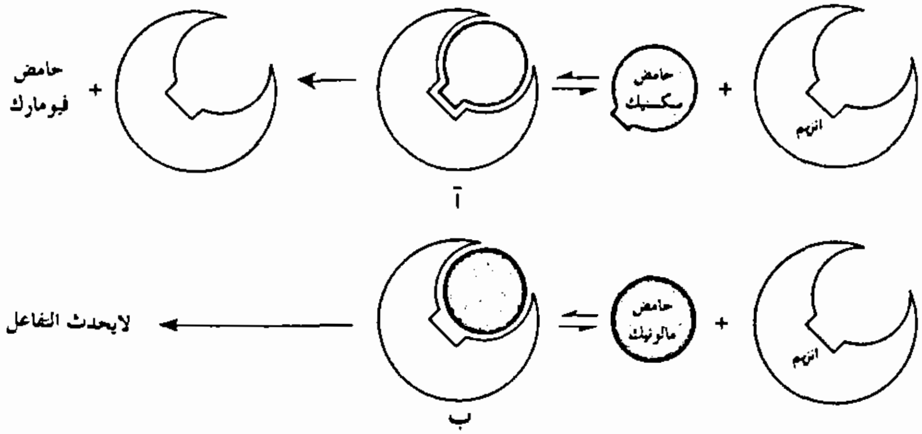
أحد الأمثلة الكلاسيكية للمعوقات التنافسية هى إعاقة الإنزيم سكسنيك ديهيدوجنيز Succinic dehydrogenase الذى يحفز تحويل حامض السكسنيك إلى حامض الفيومارك بواسطة حامض المالونك. المعّوق حامض المالونك متقارب الشبه مع مادة الأساس العادية، حامض السكسنيك، فى التركيب الكيميائى

وكنتيجة لذلك بامكانه أن يحتل مواقع فعالة عادة مشغولة بحامض السكسنيك. حامض المالونيك هو معوق تنافسى، حيث أن الإعاقة يمكن التغلب عليها بزيادة تركيز حامض السكسنيك يمكن تصور المعوقات التنافسية على هيئة ماهو موضح فى شكل 6-3.

المجموعات الإضافية (غير البروتستية): المنشطات، العوامل المرافقة والأنزيمات المرافقة

Prosthetic groups: Activators, Cofactors, and Coenzymes

الكثير من الأنزيمات بالإضافة إلى تركيبها البورتينى لها مجموعة غير بروتينية متصلة بها، البروتينات (فى هذه الحالة الانزيم) المتصلة بمجموعة غير بروتينية تسمى البروتينات الملتحمة Conjugated proteins. البروتينات أو الأنزيمات من هذه النوع ربما ينظر إليها على أنها متكونة من جزئين شق بروتينى apoenzyme المتكون من أحماض أمينية فقط ومجموعة لا تحتوى الأحماض الأمينية وهى المجموعة الإضافية prosthetic. مثال جيد لهذا النوع من المركبات يمكن مشاهدته فى الأنزيمات التى تحتاج إلى معدن معين لفعاليتها. المعدن غالباً ما



شكل 6-3 : رسم تخطيطى للإعاقة التنافسية. حامض مالونيك مشابه جدّاً في تركيبه لحامض السكسنيك وبإمكانه احتلال مواقع فعالة فى الأنزيم.

يشار إليه كمنشط. لقد تبين أن هناك مطابقة واضحة المعالم بين الخواص المُحفّزة لبعض الأنزيمات وإرتباطهم مع المكونات المعدنية المختلفة. حقا إن فصل الإنزيم عن مكوناته عادة ما ينتج عنه فقدان تام لفعالية الأنزيم. إعادة المعدن للشق البروتينى يعيد الفعالية. الكثير من البحاث يعتقدون أن الجزء المعدنى للأنزيم ربما يساعده فى ربط مادة الأساس مع انزيمها (3،4،5). الكثير من الأنزيمات التى لها صلة بالتحلل الجليكوزى تحتاج إلى منشطات معدنية. بعض المعادن المعروفة كمنشات للمنظومات الأنزيمية هى النحاس، الحديد، المنجانيز، الخارصين، الكالسيوم، البوتاس والكوبالت.

على النقيض من الأنزيمات المتطلبة للمعادن فعالية بعض الأنزيمات تتطلب ارتباط ضعيفا مع بعض المواد العضوية. هذه المجموعات الإضافية prothetic تسمى العوامل المرافقة cofactors أو الأنزيمات المرافقة coenzymes. عموما العوامل المرافقة تعمل كمانح أو قابل لمجموعات من الذرات التى تضاف إلى أو تُنحى من مادة الأساس. الأنزيم المرافق يمكن فصله بسهولة من الجزء البروتينى للأنزيم وعندما يحدث هذا، تَنْقُص الخواص التحفزية للأنزيم بقدر كبير. بعض الأنزيمات المرافقة التى اصبحت الآن معروفة هى نيكوتين – أمايد أدنين ثنائى النيكليوتايد nicotinamide - adenine - dinucleotide (1)(NAD) و (NADP)[1]، نيوكوتين – أمايد أدنين ثنائى النكليوتايد فوسفيت، أدينوسين ثلاثى الفوسفيت adenosine triphosphate (ATP)، الأنزيم المرافق أ (كو إى CoA) coenzyme A، فليفين أحادى النيكليوتايد flavin mononucleotide (FMA). وفلفين ادنين ثنائى النيكليوتايد flavin adenine dinucleotide (FAD) هذه الأنزيمات المرافقة تكون إرتباطا فضفاضاً جداً مع الأنزيم وقد ترتبط مع العديد من البروتينات المختلفة مكونة فى العملية أنزيمات مختلفة. من الشيق أن نلاحظ أن بعض المجموعات العضوية «الإضافية prosthetic» أو الأنزيمات المرافقة هى فيتامينات، مركبات عضوية لا تتكون فى الثديات ولكنها تتكون فى النباتات.

---

(1) NAD كان يسمى في البداية ثنائي الفوسفيت بيريدين نيكليوتايد (DBN) وNADP كان يسمى فى البداية ثلاثي الفوسفات بيريدين نيكليوتايد (TPN).

توزيع الأنزيمات فى النبات Distribution of enzymes in the plant

التطورات التقنية فى السنين الأخيرة والتى مكنت العلمـــاء من دراسة المنظومات الأنزيمية خارج الخلية الحية اعطتنا صورة جيدة عن توزيـــع الأنزيمات داخل الخلية. النباتات وحيدة الخلية مثل الخميرة، البكتيرياء، الطحالب نظراً لمحتوياتهم البروتينية العالية ولتركيباتهم الأقل تعقيداً مصادر ممتازة لمثل هذا النوع من الدراسة. أيضا الوظائف الفسيولوجية لبعض أجزاء الخلية تعتبر مرشداً ممتاز عن مواقع الأنزيمات ذات الصلة بهذه الوظائف. على سبيل المثال لقد عُرِّفت الرايبوسومات على أنها جسيمات سيتوبلازمية مهمتها الرئيسيةِ تكوين البروتين. إذا الأنزيمات المحفزة للسلاسل ذات الروابـــط البروتينية peptide chains لابد أن توجد على سطح الجسيم أو فى المنطقة الملاصقة جداً لهذه الجسميات.

الكثير من أنزيمات أيض الخلية ذات صلة بجسيمات سيتوبلازم الخلية. أعلى تركيز للأنزيمات قد يوجد فى الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء. جميع الأنزيمات الضرورية للأكسدة التامة للبيروفيت، فى حلقة كريبس، إلى CO_2 و H_2O موجودة فى الميتوكوندريا. هذا يشمل الأنزيمات الضرورية لتمريـــر الإلكترونات إلى الأكسجين لتكوين الماء. مرور الإلكترونات من المركبات المرحلية لحلقة كريبس إلى الأكسجين يحدث عن طريق السيتوكـــروم cytochrome أو منظومة نقل الإلكترون وينتج عن ذلك تكوين ATP.

مازال هناك ماهو أكثر جدارة بالملاحظة وهى البلاستيدات الخضراء وذلك نظراً لما تحتوية من اصناف شتى من الأنزيمات. الأنزيمات اللازمة لتفاعلات البناء الضوئى المظلمة (تحويل CO_2 إلى مادة عضوية) موجودة فى أرضية البلاستيدة الخضراء. أيضا انزيمات السيتوكروم وجدت فى جسيم الخلية هذا وكما هو الحال فى الميتوكوندريا فعالية هذه الأنزيمات تنتج ATP. بالإضافة إلى ذلك الأنزيمات الضرورية لتكوين صبغات البلاستيدات الخضراء (كلورفيل، أشباه الكاروتين إلخ) وجودها محتمل كثيراً.

الدراسات التى تخص الأنزيمات المحصورة داخل النواة نادرة. إلا أنه يعتقد

أن الأنزيم دِإوكسى رايبونيكلييز deoxyribonuclease موجود فى النواة. هذا الأنزيم يحفز إنشقاق الحامض النووى DNA بالتحلل المائى. الطور الأرضى للسيتوبلازم (سيتوبلازم بدون جسيمات متكونة) على النقيض من النواة يعتمر بالأنزيمات انزيمات التحلل الجليكوزى وتحول السكر السداسى أحادى الفوسفيت موجودة فى السيتوبلازم. أيضا توجد أنزيمات مختلفة للتحلل المائى والفوسفوريليزات.

بالإضافة إلى الأنزيمات ذات الصلة بجهات متميزة فى الخلية، هناك انزيمات تؤدى مفعولها خارج الخلية extracellular. بالرغم من أن هذه الأنزيمات نادرة فى النباتات الراقية فهى توجد بوفرة فى البكتريا والفطريات. هذه الأنزيمات تعمل على هضم المواد الغذائية خارج الخلية ونقل الغذاء إلى داخل الخليةَ على سبيل المثال بعض البكتريا تستعمل البروتينات والسكريات المتعددة كغذاء. هذه الجزئيات كبيرة الحجم ومعقدة جداً ولا يمكنها اختراق غشاء الخلية. إلا أن البكتريا تفرز أنزيمات تختزل هذه الجزئيات إلى جزئيات أصغر قادرة على اختراق الخلية.

واضح من هذا النقاش أن درجة معينة من شَغْل الأنزيمات لأماكن محددة تحدث فى داخل الخلية. فى كثير من الحالات هذا يهيء صلة أفضل بين الأنزيم ومادة الأساس، مما ينتج عنه منظومة أكثر كفاءة.

شَغْل الأنزيمات لأماكن محددة يصل إلى درجة عالية فى الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء. إلا أنه حتى السيتوبلازم متجزء بكثرة بواسطة الشبكة البلازمية الداخلية endoplasmic reticulum مما يدل على أنه هنا أيضا الأنزيمات ونواتج الأيض تشغل أماكن محددة.

العوامل المؤثرة فى فعالية الأنزيم Factors affecting enzyme activity

التفاعلات، المحفّزة بالأنزيم، مثل كل التفاعلات الكيميائية، عرضة للعوامل الخارجية. نظراً لطبيعتهم البروتينية فان الأنزيمات غالبا ما تكون حساسة للمؤثرات المتأرجحة المحيطة بهم. لذلك معدلات التفاعلات المحفزة بالأنزيمات تتأثر بتركيز مادة الأساس أو الأنزيم، درجة الحرارة، pH.

تركيز مادة الأساس Substrate concentration

إذا افترضنا أولا أن تكوين مركب الأنزيم ـ مادة الأساس يسبق تحلل مادة الأساس إذا لأمكننا شرح تأثير تركيز مادة الأساس على سرعة التفاعل المُحفّز بالأنزيم بوضوح. فى الأحوال العادية حجم جزىء الأنزيم أكبر بكثير من حجم مادة أساسِه وسطحه محمل بالكثير من المواقع الفعالة. بعد هذا لنأخذ فى الإعتبار جزىء انزيم ضخم محاط بتركيز منخفض نسبيا من جزئيات مادة الأساس، بعضها قريب وبعضها بعيد عن المواقع الفعالة للأنزيم. فى هذه الحالة بعض المواقع الفعالة قد لا تُحتل. بالإضافة إلى ذلك، المواقع الفعالة الشاغرة قد تمر بفترة وجيزة قبل أن يتم إتصالها بجزىء أساس آخر. واضح أن الأنزيم، تحت هذه الظروف، لا يعمل بكفاءة قصوى. الزيادة فى تركيز مادة الأساس تزيد عدد الجزئيات فى المناطق الملاصقة لمواقع الأنزيم الفعالة، وكنتيجة لذلك، تزداد فرص اتصال جزىء مادة الأساس بالمواقع الفعالة. بناءاً عليه عند تركيز ثابت للأنزيم زيادة تركيز مادة الأساس تزيد سرعة التفاعل المحفز بالأنزيم. عند زيادة تركيز مادة الأساس إلى درجة «تغريق» المواقع الفعّالة، يقال أن الأنزيم يعمل بالكفاءة القصوى، مع ثبات جميع العوامل الأخرى. أى زيادة إضافية فى مادة الأساس سوف لن تؤثر على معدل التفاعل. هذه العلاقة مشروحة فى شكل 6-4.

تركيز الأنزيم Enzyme concentration

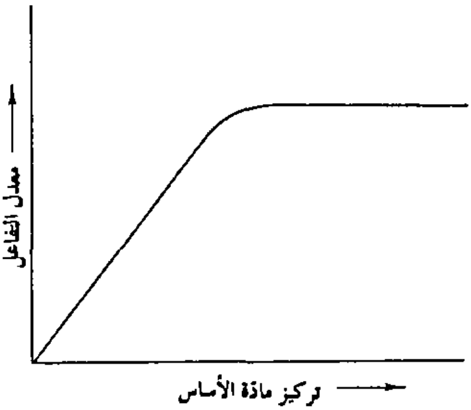
بأخذ النقاش السابق حول تأثير تركيز مادّة الأساس على التفاعل المحفز بالأنزيم فى الاعتبار يتبين لنا بوضوح كيف أن الزيادة فى تركيز الأنزيم تزيد من معدّل التفاعل. لنفترض أن تركيز معين من الأنزيم «يُغرّق» المواقع الفعالة بجزئيات مادّة الأساس وأن معدّل التفاعل لن يتأثر بعد بإضافة أساس أكثر. الآن إذا أزدنا تركيز الأنزيم، نحن فى الواقع نزيد عدد المواقع الفعّالة المهيئة وهكذا تزداد فرص الاتصال التفاعلى بين الأنزيم ومادّة الأساس.

عموماً عند قياس فعالية الأنزيم، يستعمل تركيز منخفض من الأنزيم مع

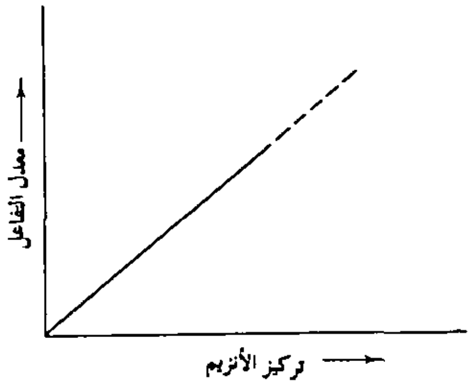
تركيـز عال من مادّة الأساس. تحت هذه الظـروف تكـون للأنزيمـات فعاليـة قصوى، بغض النظر عن التركيـز المستعمـل للأنزيـم طالمـا كان هذا التـركيـز منخـفضاً بمـا يكفـى للاتصال المستمـر بيـن المواقـع الفعالـة وجزئيـات مادّة الأساس. فى هذه الحالة يمكننا ملاحظة أن معدّل التفاعل يتناسب مباشرة مع تركيز الأنزيم شكل (6-5)، إلّا أن الحقيقة يجب أن لاتغيب عنا وهـى أنـه إذا كان تركيز مادّة الأساس منخفض نسبياً، زيادة تركيز الأنزيم يزيد من معدّل التفاعل إلى نقطة ما ثم يبقى ثابتاً. بتعبير آخر زيادة تركيز الأنزيم له نفس التأثير على معدّل التفاعل كزيادة تركيز مادّة الأساس (انظر شكل 6-4).

درجة الـحـرارة Temperature

كما هو الحال فى التفاعـلات الكيميائيـة، التفاعـل المحفّـز بالأنزيـم يتأثـر بالحرارة. إلّا أن الطبيعة البروتينية للأنزيمات تجعلهم حساسين بدرجـة مميـزة للتغيرات الحرارية وتحصر فعاليتهم عند درجات حرارة ذات مدى أضيق بكثير مما نشاهده فى التفاعلات الكيميائية العاديـة. عنـد درجـة حرارة O° م معـدل التفاعل المحفز بالأنزيم عمليا صفر. بزيادة درجة الحرارة يزداد معدل التفاعل



شكل 6-4 : تأثير مثالى لتركيز مادّة الأساس على معدّل التفاعل المحفز بالأنزيم.



شكل 6-5 : تأثير مثالى لتركيز الأنزيم على معدّل التفاعل. تركيـز مادّة الأساس عالٍ بمـا يكفـى للإحتلال المستمر للمواقع الفعالة.

زيادات ثابتة تقريبا. عموما يزداد معدل التفاعل بمتوسط 2,5 مرة لكل زيادة 10°م حتى 25°م. هذا ذو علاقة بعاملين.

1– زيادة فى الطاقة الحركية لكل من جزئيات مادة الأساس والأنزيم.

2– زيادة فرص التصادم بين جزئيات الأنزيم ومادة الأساس كنتيجة لتهيجهم بالحرارة المرتفعة.

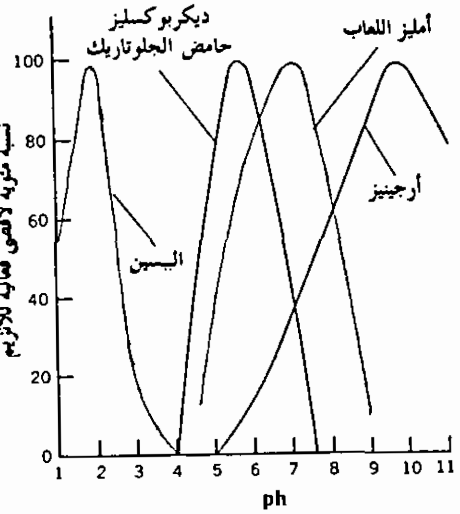
إلا أنه كلما أقترب من 30°م، تصبح العوامل المؤدية إلى تغيير طبيعة الأنزيم أكثر ظهوراً، التركيب الجزىء المعقد للأنزيم عامل أساسى لفعاليته المحفزة. هٰذا التركيب مُحَافَظ عليه فى شكله الفريد من نوعه بواسطة العديد من الوصلات الضعيفة تسمى الروابط الهيدروجينية. بسبب زيادة الفعاليات الحرارية تتمدد هذه الروابط وتتهشم فى النهاية مع ازدياد درجة الحرارة. كما يحدث عند انهيار منزل من الورق، تمزق احدى الروابط الهيدروجينية يسهل تمزق بقية الروابط وهكذا حتى لايمكن بعد المحافظة على هيئة الأنزيم وتفقد الخواص المحفزة للأنزيم بالكامل. عموما الزيادة فى درجة الحرارة وكذلك عوامل أخرى تسبب انهيار هيكل الأنزيم وهٰذا يسمى «فقدان الخواص الطبيعية denaturation». فقدان الخواص المحفزة فجائى جداً. فى الحالات المثالية يبدأ عند حوالى 35° م ويصل منهاه عند إقتراب درجة الحرارة من 60° م (شكل 6-6).

يجب علينا أيضا أن نأخذ فى الإعتبار عامل الزمن عند مناقشة تأثير درجة الحرارة على فعالية الأنزيم. فى شكل 6-6 بإمكاننا أن نرى أن التفاعل يقترب من اقصى معدل له عند 45° م. عند درجة الحرارة هٰذه يحدث أيضا انهيار للهيكل الأساس بجزىء الأنزيم. إذا حفظ التفاعل عند درجة الحرارة هٰذه لأى فترة زمنية، يحدث هبوط تدريجى فى الفعالية.

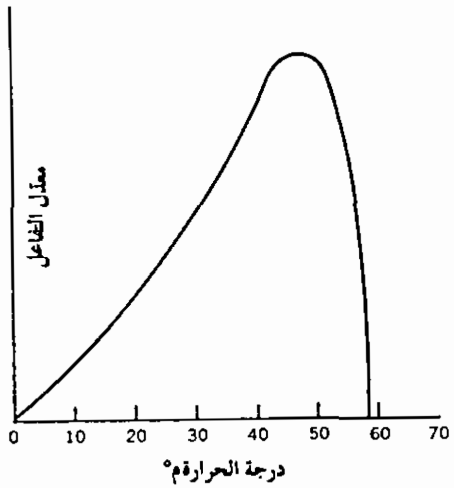
تركيز أيون الهيدروجين Hydrogen ion concentration (pH)

التغيرات pH بإمكانها أيضا أن تغير طبيعة الأنزيم مما ينتج عنه هبوط فى

الفعالية. إلّا أن هذا لايظهر أنه التأثير الكبير لِـالـpH علـى التفاعـلات المحفّـزة بالأنزيم. مثاليا، لكل انزيم pH مثلى، أى تحول للجانب الحامض أو القاعـدى ينتج عنه هبوط فى الفعالية. البروتينات تتميز بأنها محمّلة بمجموعـات أيونيـة كثيرة التى قد تكون مشحونة أو غير مشحونة طبقا لتركيز أيونات الهيدروجين فى بيئتهم الملاصقة. إذا حدث وكانت هذه المجموعـات فعالـة، كجـزء من موقع فعّال مثلا، وأن تكوّنُ مركب الأنزيم ـ مادة الأساس يعتمد على حالتهم الأيونيـة، من السهـل أن نرى كيـف أن التغيـرات فى pH بإمكانهـا أن تسبب تغيرات فى فعالية الأنزيم. وهكذا إذا كانت الحالة الأيونية لمادة الأساس عامل مهم فى التفاعل أى تغير فى الحالة الأيونية لمـادة الأساس نتيجـة لتغيـر فى pH يؤثر على معدل التفاعل. عند تساوى الظروف الأخرى أعلى كفاءة لأى تفاعل محفّـز بالأنزيم يمكن توقعها عند تلك الـ pH التى تترك أكبر عدد من الجزئيات فى حالة أيونية مناسبة من هذا العرض يمكننا أن نستنتج أنه لكل أنزيم مختلف pH مثلى مختلفة، هذا موضح فى شكل (7-6).



شكل 7-6 : تأثير pH على فعاليــة البيسيـــن، ديكربوكسليز حامض الجلوتاريك. أمليز اللعاب والأرجنيز.
(After J.S. Fructon and S. Simmonds, 1959. General biochemistry. New York: Wiley.)



شكل 6-6 : تأثير مثالي لدرجة الحرارة على تفاعل مُحفّز بالأنزيم.

المعوقات Inhibitors

حيث أن الأنزيمات هى بروتينات فهى محملة بتشكيلة من المجموعات الوظيفية قادرة على تبادل التفاعل interacting مع العديد من المركبات الأخرى. التفاعل التبادلى للأنزيم مع مواد غير مادة الأساس العادية يقود فى كثير من الأحيان إلى تغير التركيب الضرورى للفعالية المحفزة. إذا ماحدث هذا يكون هناك ضياع ما للكفاءة التحفزية أو إبطال بالكامل لفعالية الأنزيم. معوقات الأنزيمات يمكن تقسيمها إلى مجموعتين عامتين، تنافسية وغير تنافسية، المعوقات التنافسية سبق نقاشها فى موضع سابق من هذا الفصل ولذلك سوف لن نتعرض لها ثانية.

التعويق اللاتنافسى Noncompetitive inhibition

على النقيض من المعوقات التنافسية، المعوقات اللاتنافسية لا تتنافس مع الأساس من أجل المواقع الفعالة على سطح الأنزيم. نتيجة لذلك لا يمكن التغلب على التعويق اللاتنافسى باضافة المزيد من مادة الأساس. عموما فى التعويق اللاتنافسى إما أن يتفاعل المعوق مع اجزاء من الأنزيم لا صلة لها بالفعالية المحفزة أو مع مركب الأنزيم – مادة الأساس.

انزيم + معوق ⇌ أنزيم معوق

أو أنزيم + مادة أساس + معوق ⇌ أنزيم – معوق – مادة أساس

فى الحالة الأولى سبب التعويق غالباً مايكون تحوراً فى هيكل الأنزيم يهدّم مقدرة الأنزيم ومادة الأساس على التفاعل فى بينهما. فى الحالة الثانية يبطل المعوّق فعالية مركب الأنزيم – مادة الأساس.

الملخص Summary

التفاعلات الكيميائية الحيوية المُنظّمة – المتكاملة والمركبة التى تعطى منظومة ما خواص الحياة تقع تحت سيطرة وتنظيم محفّزات عضوية تسمى

الأنزيمات. الأنزيمات هى بروتينات ولهذا فهى حساسة لنفس العوامل المؤثرة فى البروتينات. وهكذا فإن التغيرات فى درجة الحرارة وتركيز أيون الهيدروجين ذات تأثير واضح على فعالية الأنزيم.

بالرغم من أن الكثير من الأنزيمات هى بروتينات بسيطة، الكثير منها أيضا بروتينات مندمجة conjugated proteins . مجموعاتهم الإضافية prosthetic عادة ماتكون ضرورية للفعالية. المجموعة الإضافية قد تكون غير عضوية (معادن مثلا) أو عضوية (NAPD أو NAD مثلا).

احد ملامح تفاعل الأنزيم مع مادة الأساس هو تكون مركب قبل حدوث تحلل لمادة الأساس. قدرة التركيبات المشابه لجزئيات الأساس على التنافس على المواقع الفعالة على سطح الأنزيم وقد تأخذ كبرهان غير مباشر لمفهوم المركب.

فى الكائن الحى الأنزيمات عادة ما تكون متركزة فى الجهات التى يحدث فيها التفاعل الذى تحفزه. وهكذا الأنزيمات المهمة فى عملية البناء الضوئى توجد فى البلاستيدات الخضراء والأنزيمات ذات العلاقة بأكسدة الجليكوز إلى CO_2 و H_2O موجودة فى الميتوكوندريا.

REFERENCES

1. Fruton, J. S., and S. Simmonds. 1959. *General biochemistry.* New York: Wiley.
2. Goodwin, T. W., and E. I. Mercer. 1973. *Introduction to plant biochemistry.* New York: Pergamon Press.
3. Hellerman, L., and C. C. Stock. 1938. Activation of enzymes. V. *J. Biol. Chem.* 125:771.
4. Klotz, I. M. 1954. Thermodynamic and molecular properties of some metal-protein complexes. In W. D. McElroy and H. B. Glass, eds., *Mechanism of enzyme action.* Baltimore: Johns Hopkins Press.
5. Smith, E. L., N. C. Davis, A. Adams, and D. N. Spackman. 1954. The specificity and mode of action of two metal-peptidases. In W. D. McElroy and H. B. Glass, eds., *Mechanism of enzyme action.* Baltimore: Johns Hopkins Press.
6. Sumner, J. B. 1926. The isolation and crystallization of the enzyme urease. *J. Biol. Chem.* 69:435.

الفصل السابع

الكربوهيدراتات Carbohydrates

مـقـدمـة Introduction

الكربوهيدراتات، كما يشير اسمها، هي مجموعة من المركبات العضوية تحتوى عناصر الكربون والهيدروجين والأكسجين بنسبة 1:2:1 عموما. إلّا ان القاعدة المشار إليها قد وسعت لتشمل مركبات أخرى تحتوى على النيتروجين والكبريت ومركبات لا تنطبق عليها نبسة 1:2:1 للكربون والهيدوجين والأكسجين بدقة. لهذا السبب فإن التفكير فى الكربوهيدرات لم يعد مقتصر على أنها «مائيات الكربون» Hydrates of carbon بل تجمع تحت تصنيف أكثر تعميما كألداهايدات متعددة الهيدوركسيل Polyhydroxyaldehydes أو ككيتونات متعددة الهيدوركسيل Polyhydroxyketones ومشتقاتهم.

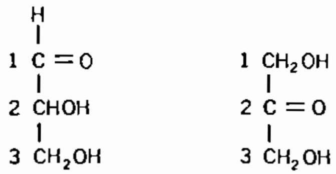
التـصـنـيـف Classification

إلى حد ما يمكن تقسيم الكربوهيدراتات إلى ثلاثة مجموعات كبيرة، السكريات الأحادية Monosaccharides، السكريات محدودة العدد Oligosaccharides، والسكريات المتعددة Polysaccharides. المجموعة الأولى السكريات الأحادية هى أقل الكربوهيدراتات تعقيدا ولا تنتج، عند التحلل المائى، كربوهيدراتات بسيطة وهى الوحدات التى تبنى منها السكريات محدودة العدد والمتعددة الأكثر تعقيداً. أيضا السكريات قليلة العدد بسيطة نسبيا وهى متكونة من اثنين أو أكثر من السكريات الأحادية مرتبطة مع بعضها بروابط جليكوسيدية Glycosidic linkages. من الناحية الأخرى السكريات المتعددة هى جزئيات معقدة ذات وزن جزىء كبير متكونة من عدد كبير من السكريات الأحادية متصلة ببعضها بروابط جليكوسيدية. الحد الفاصل بين السكريات قليلة العدد والسكريات المتعددة متسع للغاية. باستطاعة المرء أن يسمى ما كبر حجمه من سكر محدود العدد سكر متعدد أو أن يسمى ما صغر حجم من السكريات المتعددة

سكريات محدودة العدد.

السكريات الأحادية Monosaccharides

إذا تمسكنا بالتعريف الأساسى للكربوهيدراتات (مائيات الكربون)، إذا المركبات ثنائية الكربون مثل الفورمالديهايد وحامض الخل «أستيك» يجب اعتبارهما من ضمن الكربوهيدراتات. إلا أن بعض الخواص الكيمائية والفيزيائية المقترنة بالكربوهيدراتات لا توجد فى هذه المركبات. عموما يعتبر الجلايسيرالديهايد Glyceraldehyde والأسيتون ثنائى الهيدروكسيل dihydroxyacetone أبسط انواع الكربوهيدراتات.



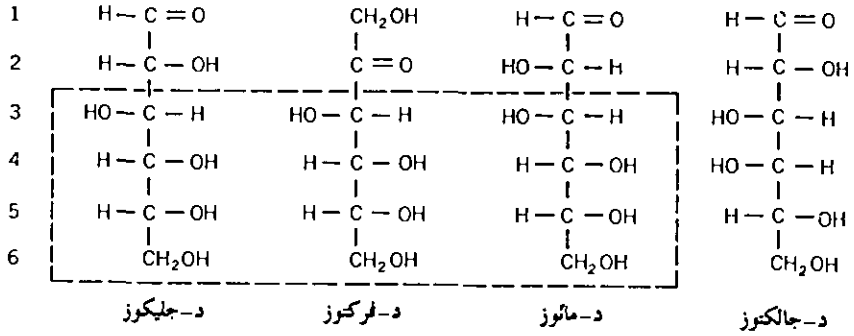
جلايسير الديهايد   أسيتون ثنائى الهيدروكسيل

عند آخذ المركبات المذكورة أعلاه فى الأعتبار فان هذا سيساعدنا فى الإصطلاحات المستعملة فى وصف السكريات. على سبيل المثال السكريات الأحادية مصنفة طبقا لعدد ذرات الكربون الموجودة. وهكذا يسمى كل من إلجلايسيرالديهايد والأسيتون ثنائى الهيدروكسيل بالسكريات الثلاثية Trioses. لاحظ أيضا أنه فى هذه المركبات أحدى ذرات الكربون تحمل أكسجين كاربونيل على الكربون الأول للجلايسيرالديهايد مكونة مجموعة ألديهايد aldehyde grouyp وعلى الكربون الثانى للأسيتون ثنائى الهيدروكسيل مكونة مجموعة كيتون Ketone group. وهكذا بإمكاننا التمييز بين هذين السكرين الثلاثيين بتسمية الجلايسيرالديهايد ألدوز Aldose والإسيتون ثنائى الهيدروكسيل كيتوز Ketose مجموعة الألداهايد ومجموعة الكيتون تعرف بالمجاميع الإختزالية نظراً لقابليتهم للتأكسد بواسطة مركبات معينة تختزل بدورها فى

التفاعل. السكريات الحاملة لهٰذه المجاميع تسمى السكريات الإختزالية.

مايعنى النبات هو أن السكريات الأكثر أهمية هى السكريات الخماسية (سكريات تحتوى على خمس كربونات) والسكريات السداسية (سكريات تحتوى على ست كربونات).

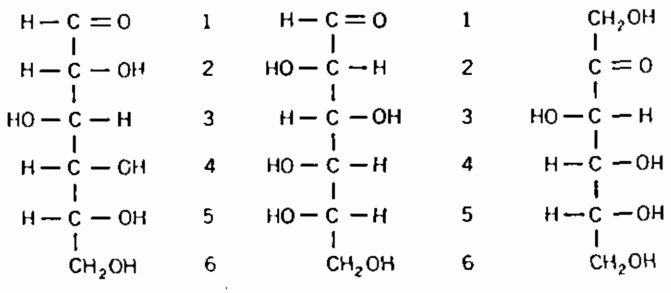
السكريات السداسية Hexoses: السكريات السداسية الأربع د- جليكوز، د- فركتوز، د- مانّوز و د- جالكتوز توجد عموما فى معظم النباتات إمّا كمكونات لبعض الكربوهيدراتات الأكثر تعقيداً أو مذابة فى الخلية. عموما الجليكوز والفركتوز هما السكران السداسيان الوحيدان الموجودان ذائبان بكيفية متحررة. بإمكان المرء أن يرى وبسرعة الإختلاف البسيط فى تركيب هٰذه السكريات. فى الثلاثة الأولى الإختلافات الوحيدة توجد على ذرتى الكربون الأولى والثانية. الفركتوز «كيتوز» وبذلك فهو يختلف عن سكرى الألدوز الجليكوز والمانوز، إلا أن الكربونات الأربع الأخيرة متطابقة فى هذه المركبات الثلاث الجالكتوز يختلف عن الجليكوز فى موضع مجموعة الهيدروكسيل على الكربون الرابع فقط.



تتميّز السكريات السداسية باحتوائها العديد من ذرات الكربون الغير متماثلة Asymmetric carbons (تحتوى على أربع إحلالات مختلفة). هٰذا يسمح بتكوين العديد من الأشكال Diastereoisomers المختلفة فى خواصها الفيزيائية، الكيميائية والبيولوجية والمعروفة باسماء مختلفة مثل الجليكوز، مانّوز، جالكتوز

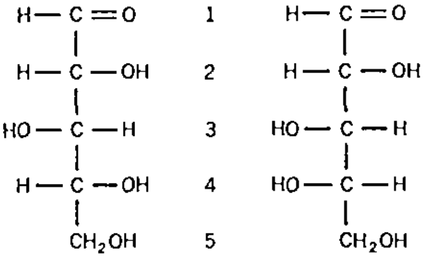
الخ. إلا أن هذه السكريات يمكن أيضا أن تكون لها صور مرآتية والتي هي متطابقة في كل الخواص الطبيعية ماعدا الدوران البصرى Optical rotation. نعنى هنا بالدوران البصرى أن مُستوى من الضوء المستقطب المرسل بواسطة محلول نقى من هذه المركبات المرآتية إما أن يُدار إلى اليسار «يسارى الدوران Levorotatory» أو إلى اليمين «يمينى الدوران Dextrorotatory» حسب نوع الصورة المرآتية الموجودة. تقليديا يوضع الحرف د Italic letter d أو علامة الزائد (+) قبل اسم السكر في حالة الدوران لليمين والحرف ل Italic letter l أو علامة الناقص (–) في حالة الدوران إلى اليسار. وهكذا يوجد عندنا د (+) جليكوز، ل (–) جليكوز.

بالرغم من أن إستعمال د أو ل (+ أو –) يدل بعض الشيء على الخواص البصرية للسكريات لا يعطى أى معلومات على التشكيل حول المراكز الغير متماثلة في الجزىء. لقد عُمل نظام مبنى على الخواص التشكيلية أكثر من الخواص البصرية والذرة المفتاح التى تستعمل عادة في هذا النظام هى ذرة الكربون الغير متماثلة الحاملة لأعلى رقم. في السكريات السداسية هذه الذرة هى الكربون رقم 5 ويقال عن مجموعة الهيدروكسيل لهذا الكربون أنها في وضع د أو وضع ل. عندما نكتب تركيب سكر ما على الورق يكتب هيدروكسيل كربون 5 لسكر سداسي «د» على يمين السلسلة الكربونية. في السكر السداسي «ل» الهيدروكسيل تكتب على يسار السلسلة الكربونية كما هو موضح في تكوين الجليكوز والفركتوز. عمليا كل السكريات الموجودة في النبات هى من التشكيلة د. إلا أنه ل – جالكتوز النادر هو أحد مكونات الآجار.



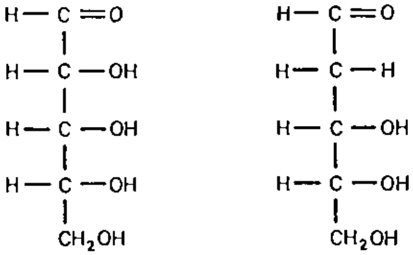
د (+) جليكوز   ل (–) جليكوز   د (–) فركتوز

السكريات الخماسية Pentoses: السكريات الخماسية هى سكريات تحتوى على خمس كربونات وهى نادراً ماتوجد مذابة على هيئة متحررة فى سيتلازم الخلية. إلا أن هذه السكريات توجد بغزارة كمكونات لبعض الكربوهيدراتات النباتية الأكثر تعقيداً. وهكذا د-زيلوز D-xylose و ل-أرابينوز L-arabinose توجد فى النباتات كمكونات الزيلانات Xylans والأرابانات Arabans على التوالى سكريات متعددة ضخمة لها وظيفة بنائية فى جدار الخلية.



د-زيلوز ل-آرابينوز

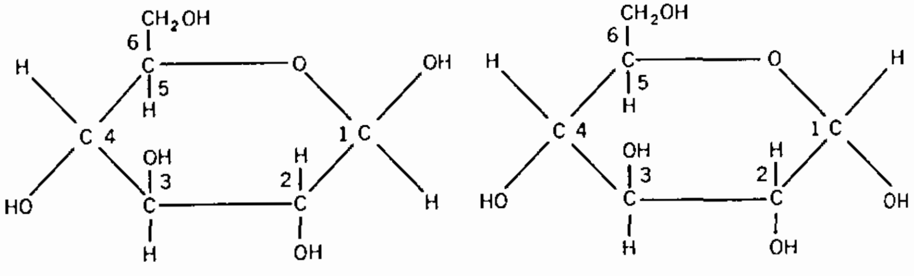
بالإضافة إلى الزيلوز والأرابانيوز فإن السكريات الخماسية د - ريبوز D-ribose، 2-دى أوكسى د-رايبوز 2-deoxy-D-ribose شائعة الوجود فى النباتات كمكونات للأحماض النووية. بعض الأنزيمات المرافقة Coenzymes المهمة فى تفاعلات نقل الهيدروجين والمجموعات تحتوى على د - رايبوز كأحد مكوناتها. لاحظ التشابه الوطيد بين الرايبوز و 2 دى أكسى رايبوز. هذه السكريات الخماسية تختلف فى الإحلالات حول الكربون الثانى فقط. فى



د-رايبوز 2-دى أكسى د-رايبوز

مكان مجموعة الهيدروكسيل يحمل 2 ـ دى أكسى رايبوز ذرة هيدروجين. سنتعلم المزيد عن هذين السكرين الخماسيين عند مناقشة التنفس وتركيب ووظيفة الأحماض النووية فى الفصول اللاحقة.

التركيب الحلقى Ring structure : فيما مضى من نقاشنا للكربوهيدراتات إعتبرنا السكريات كتركيبات لسلاسل مستقيمة بينما توجد الكربوهيدراتات فى الحقيقة على شكل حلقات أو دوائر. يوجد فى سلسلة الكربون للجليكوز أربعة مراكز غير متماثلة (الكربون 2, 3, 4, 5). إذا اقتربا موضعى الكربون 1, 5 من بعضهما، كما قد يحدث فى المحاليل، قد يتكون جسر أكسجينى بين هذان الكربونان مما ينتج عنه تكوين مجموعة هيدروكسيل على الكربون 1. هذا يخلف مركز جديد لعدم التماثل حول الكربون 1. وبهذا يكون لجزىء الجليكوز خمسة كربونات غير متماثلة بدلا من أربع. مجموعة الهيدروكسيل المتكونة حديثا قد تكون فى موضع α أ β على الكربون 1، وهكذا تضاف ملامح أخرى إلى تصنيفنا للكربوهيدراتات. بالرغم من أن α،β د-جليكوز يظهر أن بنائهما متشابة جداً فهما مختلفان تماما فى خواصهما الفيزيائية والكيميائية والحيوية. على سبيل المثال وحدات β د ـ جليكوز تكون بنيان السليلوز وهو من السكريات المتعددة المكونة لجدار الخلية. واضح أن وظيفته هى التدعيم البنائى. من الناحية الأخرى وحدات α د-جليكوز تكون بنيان النشأ. النشأ هو المادة التخزينية الأكثر شيوعا فى النباتات.



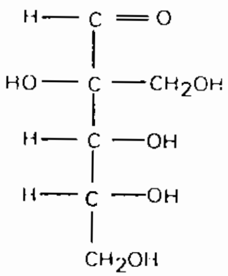
β-د جليكوز

α-د جليكوز

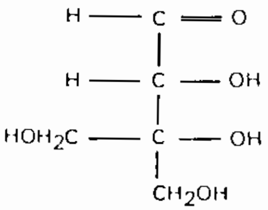
السكريات الأحادية ذات السلسلة المتفرعة Branched chain monosaccharides :

يوجد فى النباتات إثنان من السكريات الأحادية متفرعة السلسلة احدهما سكر خماسى الكربون يسمى أبينوز apinose والآخر سكر سداسي يسمى هاماميلوز hamamelose (29). يوجد الأبينوز في نباتي المقدونس Parsley وشجرة السهم Arrow wood كأحد مكونات ثلاثة جليكوسايدات glucosides مختلفة على الأقل. بينت الدراسات الحديثة وجود الأبينوز في كثير من النباتات وبكميات كبيرة في بعض الحالات. النباتات الأخرى التى تحتوى على أبينوز تشمل عشب البط Duck weed، الوقلة Oleander ونجيلة الإيل Ealgrass.

أكتشف هاماميلوز أولا فى قلف بندق – الساحر Witch - hazel حيث يوجد مختلطا مع التنين. وضحت دراسات شيربينبيرج وجماعته Scherpenberg et al. (38) وسيلمير وكاندلير Sellmair and Kandler (40) وجود الهاماميلوز فى كثير من النباتات الراقية خاصة فى أصناف Primula species.



هاماميلوز



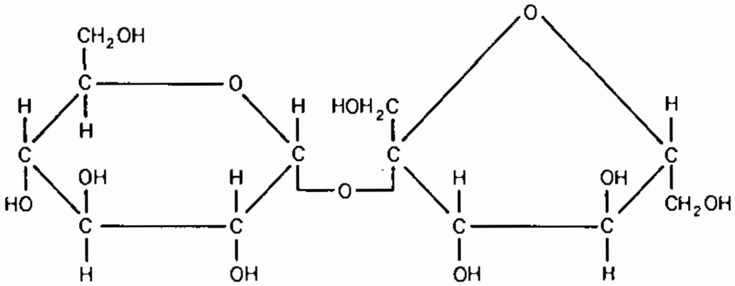
آبينوز

السكريات المحدودة العدد Oligosaccharides

عادة السكريات المحدودة العدد تصنف طبقا إلى وحدات السكريات الأحادية التى تحتويها. بناءاً عليه إذا كان عدد السكريات الأحادية المكونة للسكر محدد العدد اثنان فهذا السكر يسمى سكر ثنائى Diasaccharide وإذا كان ثلاث فهو سكر ثلاثى Triasaccharide وإذا كان أربع فهو سكر رباعى Tetrasaccharide إلخ. عموما عندما يصل عدد السكريات الأحادية إلى عدد

كبير فان التركيب يعرف بالسكر المتعدد.

سكر النباتات الراقية الثنائى الأساسى هو السكروز Sucrose وهو ناتج عن تكثف الجليكوز والفركتوز - هذا يعنى أنه فى تكوين السكروز الجليكوز يربط مع الفركتوز وينتج عن ذلك تنحية الماء. حيث أن السكروز هو سكر المائدة الشائع المستعمل يوميا فهو ذو اهمية إقتصادية للإنسان. وهكذا فإن النباتات المنتجة لكميات كبيرة من السكروز مثل قصب السكر واللفت السكرى هى ذات قيمة عالية جداً.



السكروز

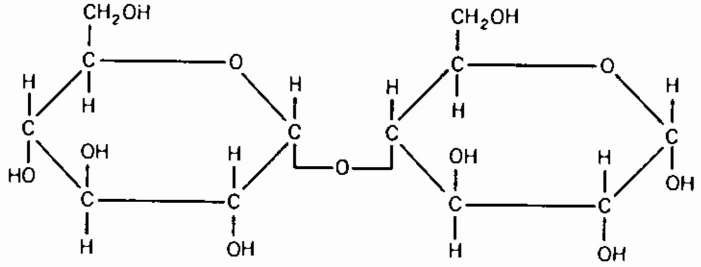
بالرغم من أن الجليكوز والفركتوز المكونان للسكروز هما سكران مختزلان فإن السكروز غير مُختزل. هذا راجع إلى أن المجموعتان المختزلتان للسكران البسيطان مُشتركة فى الرابطة التى تربطهما معاً والتى نتج عنها السكروز. هذا يعنى إن الجسر الأكسجينى بين السكرين الأحاديين يوجد بين الكربون 1 للجليكوز والكربون 2 للفركتوز وينتج عن ذلك تنحية مجموعتى الكربوكسيل المتحررتان لهٰذين السُكرين. لابد أن نلاحظ أيضا من بناء السكروز أن الفركتوز يوجد على هيئة حلقة خماسية (حلقة فُيرانوز furanosering) بالمقارنة مع الجليكوز الذى يوجد على هيئة حلقة سداسية (حلقة بايرونوز pyranose ring).

السكروز هو التكوين الأساسى الذى تنتقل به الكربوهيدراتات فى النباتات الراقية. فى السنوات الحديثة وبالإستعانة بالمواد المشعة تم توضيح هذه الحقيقة

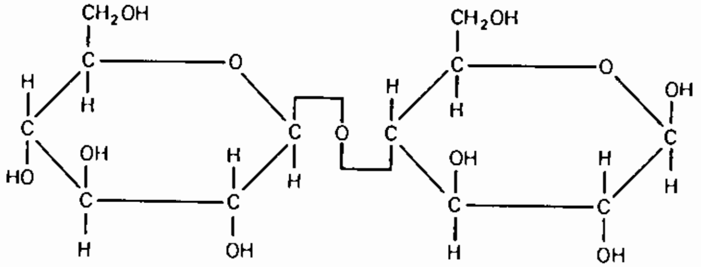
بجلاء. أظهرت تجارب أجريت على نباتات تمت فيها عملية البناء الضوئى فى جو من ثانى أكسيد الكربون المشع أن إنتقال هذا الكربون المشع، بعد إتمام عملية البناء الضوئى، كان بصفة رئيسية على هيئة سكروز.

السكريات الثنائية الأخرى التى قد تكون لها أهمية ما هى عادة نواتج التفتت الجزئى للسكريات المتعددة مثل النشأ والسليلوز. بناءاً عليه التفتت الجزئى للنشأ يمكن أن ينتج السكر الثنائى مالتوز maltose، وهو مركب يتكون من جزيئين من د – جليكوز مرتبطين معاً برابطة α (1 ← 4). الأرقام هنا تشير إلى الكربونات الداخلة فى الرباط بين جزئى الجليكوز. من الناحية الأخرى التفتت الجزيئى للسليلوز أو اللجنين قد ينتج السكر الثنائى سلبيوز cellobiose، وهو مركب يتكون من جزيئين من د – جليكوز مرتبطين معاً برابطة B (1 ← 4). على النقيض من السكروز فكل من المالتوز والسلوبيوز سكران مختزلان فى الطبيعة.

يوجد فى كثير من النباتات سكريات ثلاثية مثل جينتيانوز gentianose



مالتوز (رابطة α 4،1)



سلوبيوز (رابطة – β 4،1)

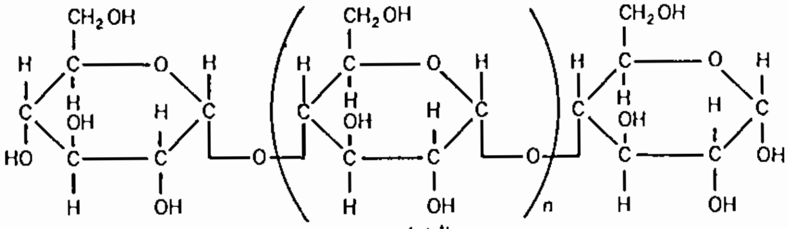
والرافينوز raffinose (29). عندما يتحلل جينتيانوز يعطى جزئيان من الجليكوز وجزىء من الفركتوز. أما تحلل الرافينوز فيعطى جليكوز، فركتوز وجالكتوز. كل من الجينتيانوز والرافينوز سكران غير مختزلان. كميات صغيرة من الرافينوز توجد فى اوراق الكثير من النباتات ولكن البذور تجمّع كميات أكبر بكثير من الرافينوز خلال نضجها وتستهلكها أثناء الإنبات (29). يظهر أن فقدان أنسجة النبات للماء (كما هو الحال فى تكوين البذور) يكون مصحوب بزيادة فى تكوين الرافينوز. وجد زميرمان Zimmerman السكر الرباعى آستاكيوز stackyose فى العديد من أصناف الأشجار (48،49). تحلل الستاكيوز يعطى جليكوز، فركتوز، وجزئين من الجالكتوز.

بينت ملاحظة ويب وبيرلى Webb and Burley (44) الشيقة أن الكربوهيدراتات المنقول فى الفراكسيناس Fraxinus americana، القرع Cucurbita pepo، الفيرباسكم Verbascum thapsus، هو الستاكيوز وليس السكروز.

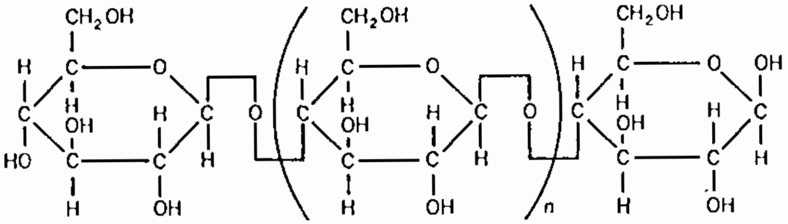
السكريات المتعددة Polysaccharides

فى كثير من الحالات، السكريات البسيطة الذى ينتجها النبات لا تستعمل فى الحال، لكنها تتحول إلى سكريات متعددة. السكّران المتعددان الأكثر شيوعا فى النبات هما النشأ، ناتج تخزينى للنباتات، والسليلوز، سكر متعدد بُنائى، الذى يكون الجزء الأكبر من جدار الخلية. فى النباتات الدنيئة، مثل الطحالب والبكتريا والفطريات بالإضافة إلى النشأ والسليلوز توجد سكريات متعددة أخرى لها وظائف بنائية وغدائية.

النشأ مركب ذو وزن جزىء عال، وعند التحلل المائى التام، ينتج جزئيات α د – جليكوز فقط. أيضا السليلوز ذو وزن جزىء عال، وعند التحلل المائى التام، ينتج جزئيات B د – جليكوز. كل من هذين المركبين، والسكريات المتعددة بصفة عامة، (هناك استثناءات كثيرة) تختلف عن السكريات الأحادية والسكريات محدودة العدد لكونها عديمة الذوبان فى الماء ولإفتقادها للطعم الحلو.



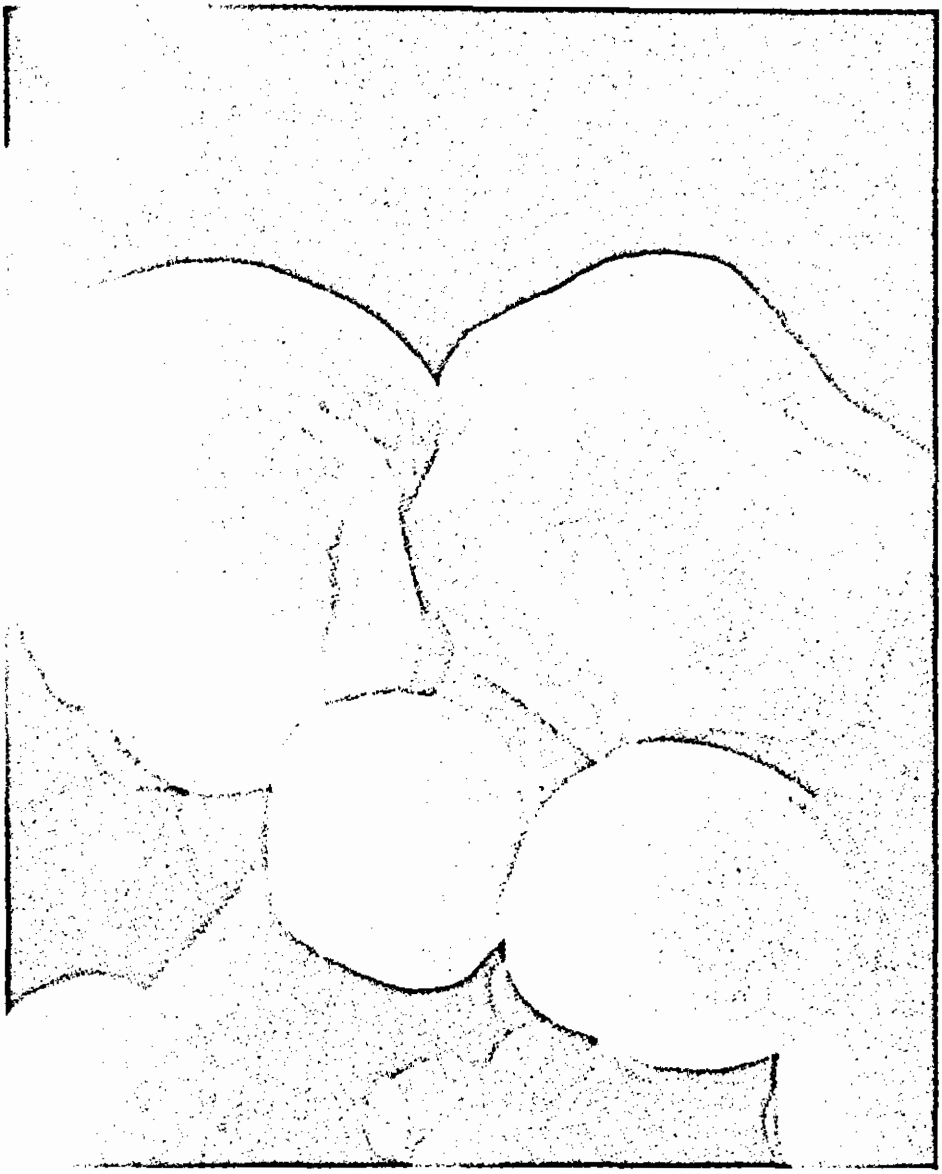
Starch النشاء



Cellulose السليلوز

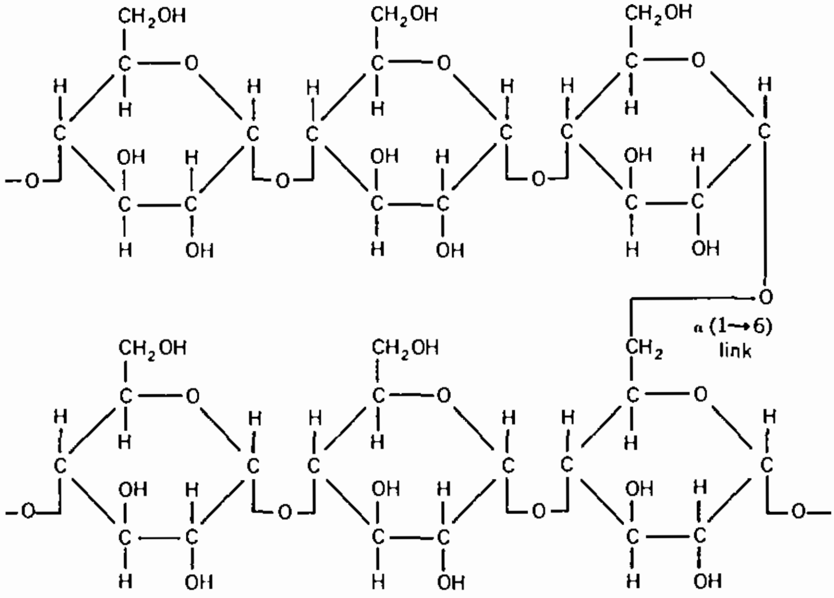
النشأ starch الكثير من السكر المنتج فى البناء الضوئى يتحول إلى نشأ يتجمع فى أنسجة النبات على هيئة حبيبات نشأ. مثل هذه الحبيبات توجد بوفرة فى الأعضاء التخزينية مثل البذور والبطاطا والأبصال. إلخ، حيث تكون غذاءاً إحتياطيا من أجل نمو وتنمية النبات. حبيبات النشأ كبيرة لدرجة يمكن معها تمييزها مجهريا (شكل 7-1).

بالرغم من أن النشأ عادة ما ينظر إليه كسلسلة مستقيمة ذات قطع متعددة polymer من وحدات الجليكوز فهو فى الحقيقة يتكون من إثنين من السكريات المتعددة أميلوز amylose وأميلوبكتين Amylopectin كل من هذه السكريات المتعددة ينتج α د – جيليكوز عن التحلل المائى. إلا أن أميلوز سلسلة مستقيمة ذات قطع متعددة من وحدات الجليكوز، بينما أميلوبكتين جزىء متشعب. راوبط α (1 – 4) توجد فى جزىء الأميلوز فقط. على النقيض من ذلك وبالإضافة إلى رابط α (1 – 4) يوجد فى الاميلوبكتين روابط α (1 – 6) وهناك أيضا بعض البراهين تؤيد وجود روابط α (1 – 3) فى الأميلوبكتين (46). نظراً لأن تركيب الأميلوبكتين أكثر تعقيداً من الأميلوز فهو أقل ذواباناً فى الماء. بسبب هذا الإختلاف فى الذوبان، يمكن فصل مكونا النشأ إذا ماترك النشأ مغموراً فى



شكل 1-7 : صورة لحبيبات نشأ الذرة ذات ثلاث أوجه أخذت بواسطة المجهر الإلكتروني.
(Courtesy of Dr. C.T. Greenwood, Flour Milling and Baking Research Association, Chorleywood, England.)

الماء لفترات زمنية طويلة. اللون الأسود المزرق الذى يحدث عندما إضافة اليود إلى النشأ راجع إلى الاميلوز. أما الأميلوبكتين فيعطى لون احمر أو بنفسجى مع اليود. الشكل الآتى لجزىء الأميلوبكتين يوضح روابط α $(1-4)$ و α $(1-6)$.



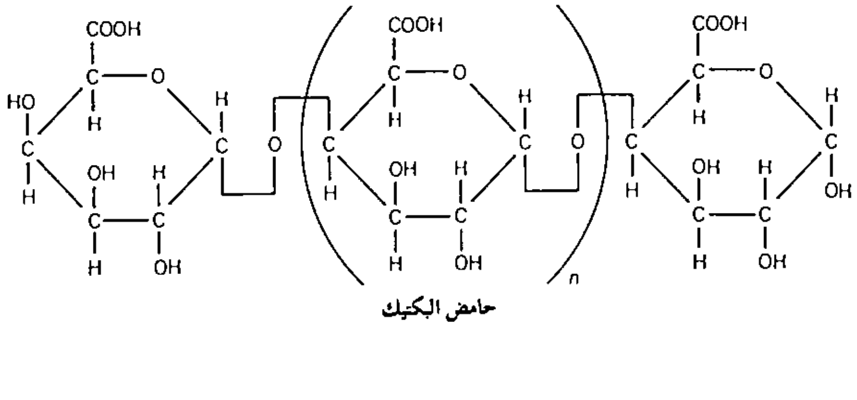
أميلوبكتين

السليلوز cellulose : جزىء السليلوز سلسلة مستقيمة عديدة القطع ذات وزن جزىء عال ومكون من وحدات د ـ جليكوز ملتحمة ببعضها بروابط (1 ← 4). السليلوز هو المكون الأساسى لجدار الخلية وبذلك يمكن اعتباره المركب العضوى الأكثر وفرة فى العالم. الجدار الأولى للخلايا الجديدة يتكون من حوالى 20% سليلوز اما المحتويات الباقية فهى سكريات متعددة غير سليلوزية وكمية صغيرة من البروتين. أثناء نضوج الخلايا تتكدس محتويات جدارية جديدة لتكوين الجدران الثانوية ويحمّل جدار الخلية بمواد غير كربوهيدراتية مثل اللجنين، السوبرين أو الكيوتين. يكون السليلوز حوالى 43% من الجدار الثانوى.

السليلوز مادّة خاملة نسبياً ولايتفتت كلياً إلّا بالمعاملات الكيميائية الأكثر فعالية على سبيل المثال يمكن تفتيته إلى جليكوز عند معاملته بحامض الهيدروكلوريك أو الكبريتيك المركزين أو هيدروكسيد الصديوم المركز. السليلوز لا يذوب فى الماء ولكن يمكن أن يذوب فى محاليل الأمونيا ذات الأملاح النحاسية. نظراً لفقدان السليلوز للتفاعل الكيميائى، فلا قيمة

غذائية له. إلا أن نفس هذه الميزات تعطى السليلوز خواص بنائية ممتازة. بالرغم من أننا عادة ما نفكر فى القيمة البنائية للسليلوز بالنسبة للنبات. يجب علينا أن ننظر أيضاً إلى قيمته البنائية بالنسبة للإنسان. قبل «فجر التاريخ» ومنذ ذلك الوقت خدمت الخواص الخاملة للسليلوز الإنسان بطرق متعددة - فى الأدوات التى إستعملها وفى المسيجات وأهم من ذلك فى البناءات التى بناها لحماية نفسه من بيئته. حقا إن السليلوز ليس فقط المركب العضوى الأكثر وفرة في العالم، ولكنه أيضا أحد المركبات الأكثر قيمة.

المركبات البكتينية Pectic compounds : ثلاثة أنواع من المركبات البكتينة لوحظ وجودها فى النبات. حامض البكتيك pectic acid وإثنين من مشتقاته يسميان البكتين pectin والبكتين الأولى protopectin. توجد المواد البكتينية بوفرة أكثر فى الصفيحة الوسطى middle lamella بين جدران الخلايا، عادة على هيئة أملاح كالسيوم أو ماغنسيوم لحامض البكتيك إلا أنه يوجد أيضا البكتين والبكتين الأولى. حامض البكتيك النقى هو جزىء غير متفرع يحتوى على حوالى 100 من بقايا حامض د - جالكتويرونيك galacturonic acid متصلة بعضها بروابط α (1 - 4). عند التحلل المائى التام، يُطلق حامض البكتيك جزيئات حامض جالكتويورونيك. حامض الجالكتويورونيك يختلف عن الجالكتوز فى الكربون السادس فقط والذى هو مجموعة كاربوكسيل (COOH—) اكثر من كونه مجموعة كاربينول (CH_2OH—). ويذوب حامض



حامض البكتيك

البكتيك فى الماء ويمكن ترسيبه بأيونات الكالسيوم.

البكتين يشابه إلى حد كبير حامض البكتيك، الفرق الوحيد يكمن فى أسترة الكثير من مجموعات الكربوكسيل بمجموعات الميثايل. يكون البكتين مع الماء معلق غروى. هذا المعّلق «يستقر» أو يكون هلامة عند إضافة تركيزات صغيرة من الكحول أو تركيزات عالية من السكر. قدرة البكتين على تكوين الهلاميات تعطى له قيمة تجارية وذلك فى صنع الهلاميات.

مصطلح البكتين الأولى يُعنى به كل المواد البكتينية عديمة الذوبان (9). نظرا لعدم ثبات البكتين الأولى، فانه لم يتم فصل هذا المركب بنجاح. كنتيجة لذلك لا يعرف الكثير عن تركيب ومكونات البروتوبكتين بالرغم من أنه يعتقد أنه جزىء أكبر بكثير من حامض البكتيك أو البكتين. البكتين الأولى يتجمع بكميات كبيرة فى بعض الثمار مثل التفاح والكمثرى. خلال نضج الثمار يتحول البكتين الأولى إلى المواد الأكثر ذواباناً ـ البكتين وحامض البكتيك.

بالرغم من أن بقايا حامض الجالكتويورنيك المرتبط بـα (1←4) يكـون معظـم المواد البكتينية، يظهر أنه من المؤكد أيضا وجود بعض السكريات المتعددة الغير يورنيدية nonuronide بكميات صغيرة. السكريات الغيريورنيدية التى فصلت من المواد البكتينية المتحللة مائيا تشمل د ـ جالكتوز، ل ـ أرابينوز، ل ـ رهامنوز، د ـ جليكوز، 2ـ0 ـ ميثايل ـ ل ـ فيكوز و 2ـ0 ـ ميثايل ـ ل ـ زيلوز (47،10). السكريات الخماسية المتعددة بينتوسانات pentosans سكريات توجد أيضا فى النباتات وهى عديدة القطع تتكون من سكريات خماسية الكربون إثنان من السكريات الخماسية المتعددة وجودها شائع في النباتات هى الزيلان zylan وأرابان araban والتى عندما تتحلل مائيا تعطى زيلوز وأرابينوز على التوالى. الزيلان هو السكر الخماسى الأكثر وفرة فى النبات وذلك لكونه إحدى المكونات المهمة لنسيج الجدار الخلوى. عادة الزيلان ذو قطع متعددة صغيرة وغير متفرعة نسبيا متكون من وحدات د ـ زيلوز مرتبطة ببعضها بروابط β (1 ← 4). من ضمن تركيب الزيلان ربما يوجد أيضا وحدات سكرية أخرى (مثل ل ـ أرابينوز) ووحدات سكرية حامضية (مثل حامض جكيلويورنيك).

الأرابان أيضا ينظر إليه كمتعدد القطع صغير نسبيا متكون بصفة رئيسية من

وحدات ل – أرابينوز مرتبطة ببعضها بروابط α (1 → 5). بالرغم من أن الأرابينوز هو السكر الرئيسى الموجود توجد أيضا سكريات أخرى مثل د – زيلوز. بالرغم من أن البنتوسانات أحد مكونات نسيج الجدار الخلوى يظهر أنه هناك ندرة فى توفر البنتوساتات كمادة غذائية تخزينية. هذا على الأخص صحيح تحت ظروف نقص الغذاء. التركيب الكيميائى للخشب المستخلص من شجرتين من مغطاة البذور وشجرة من معراة البذور مبين فى جدول 7-1.

تحول الكربوهيدراتات Transformation of carbohydrates

حالة الكربوهيدراتات فى النبات حالة ديناميكية. فى المراجع هناك أمثلة متعددة تشرح تفاعلات تحولية متنوعة بين الكربوهيدراتات المختلفة. أيضا، حيث أن الكربوهيدراتات هى مصدر كامن للطاقة، فتفتتها ينتج عنه الطاقة المستعملة في كثير من التفاعلات التكوينة للخلية. تكوين البروتين، الدهنيات إلخ. بالإضافة فإن هياكل الكربون المنتجة كنتيجة للتحول وللتفتت الجزىء للسكريات ضرورية لبناء البروتين والدهنيات إلخ. أحد الملامح الأكثر شيوعاً وبحق الأكثر أساسية للتفاعلات التحولية الشاملة للكربوهيدريت هى التفسفر phosphorylation.

جدول 7-1 : التركيب الكيميائى لخشب شجرتين من مغطاة البذور وشجرة من معرّات البذور. كل القيم هى نسب مئوية لخشب خال من الفعالية الفائقة.

المكونات	الميل الأحمر (Acer nurburm)	البيرك الأبيض (Betula papyrifera)	بالسام فير (Abies balsamea)
سليلوز	45	42	42
لجنين	24	19	29
جليكورونوزيلان	25	35	—
جليكومانتان	4	3	—
أرابينوجليكورونوزيلان	—	—	9
جالاكتوجليكومانّنان	—	—	18
بكتين، نشأ	2	1	2

After T.E. Timell. 1965. In W.A. Coté, Jr., ed., Cellular ultrastructure of Woody plants. syracuse University Press. Syracuse, N.Y.

التفسفر Phosphorylation

فى أى دراسة لمجموع تفاعلات الكربوهيدراتات يظهر أن الخطوة العملية الأولى فى كل التفاعلات الشاملة للسكريات هى التفسفر.

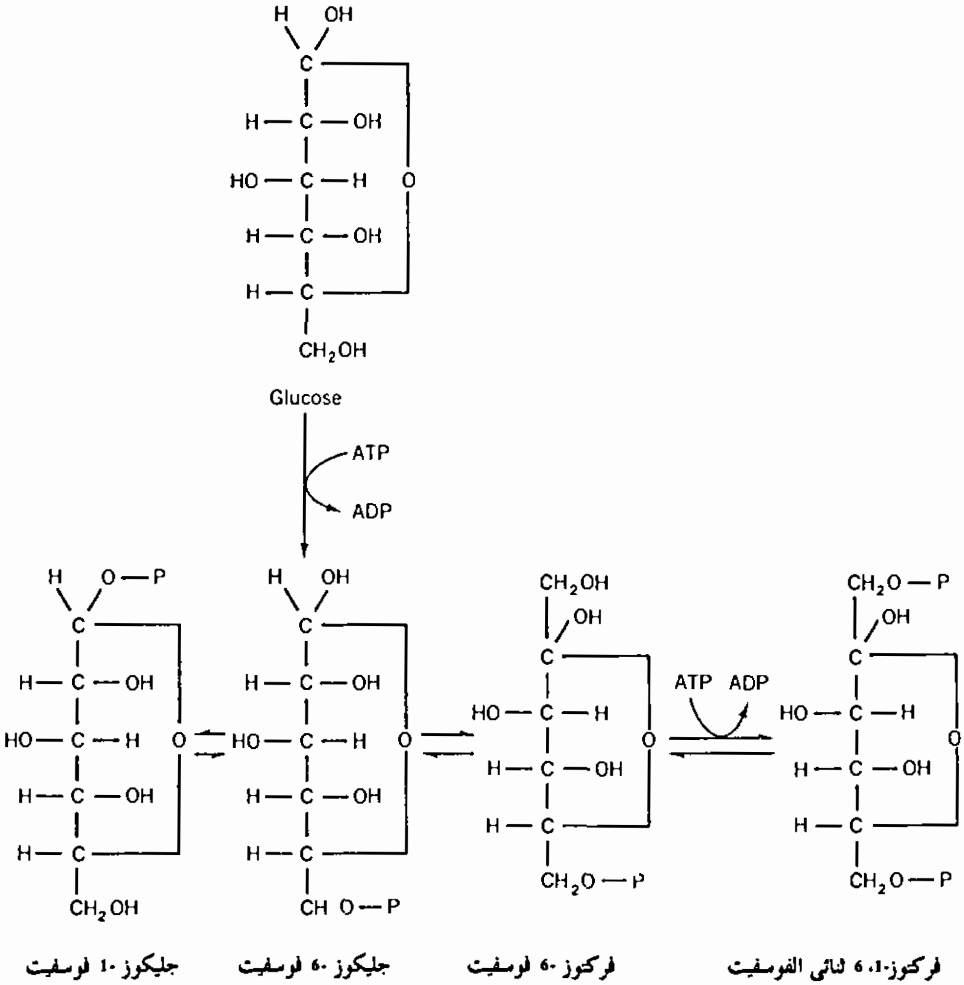
أول إشارة إلى أهمية التفسفر أتت من دراسات هاردن ويانج Harden and Young المبكرة فى 1908. لقد أكتشفا أن الفوسفات الغير عضوى كان ضروريا لإحداث تخمر السكريات فى عصير الخميرة الخالى من الخلايا.

لاحظا أيضا تجمع الفركتوز 1-6 ثنائى الفوسفيت فى خليطهم التفاعلى إذا ما أضيف الفوسفيت الغير عضوى. فى بعض الأحيان يشار إلى الفركتوز 1-6 ثنائى الفوسفيت باستر هاردن ويانج.

أحد أهم التفاعلات الأولية لمجموع تفاعلات الكربوهيدارتات هو تفسفر الجليكوز المحفّز بإنزيم الهيكسوكاينيز hexokinase. فى هذا التفاعل تُنقل مجموعة فوسفيت إلى الكربون السادس للجليكوز من الأدينوسين ثلاثى الفوسفيت (ATP) ليكون جليكوز -6- فوسفيت. جليكوز -6- فوسفيت بدوره يمكن أن يتحول إما إلى جليكوز -1- فوسفيت أو إلى فركتوز -6- فوسفيت. يشمل التفاعل الأول الأنزيم فوسفوجليكو ميتيز phosphoglucomutase ومرافقه، جليكوز 1-6 ثنائى الفوسفيت glucose 1-6 diphosphate ، ويشمل التفاعل الثانى الأنزيم فوسفو جليكوأيسوميريز phosphoglucoisomerase. ناتج التفاعل الثانى فركتوز -6- فوسفيت يمكنه فى وجود أدينوسين ثلاثى الفوسفات ATP والأنزيم فوسفوفركتوكاينيز phosphofructokinase أن يكون أكثر تفسفراً ليكون فركتوز 6،1 ثنائى الفوسفيت. سنرى فى الجزء التالى أن هذا المركب الأخير يحتل موضع المفتاح فى التحلل الجليكوزى glycolysis.

التحولات الداخلية interconversion لإسترات الفوسفات هذه يمكن أن تحدث بل تحدث فعلا فى النبات. فى حالة جليكوز -6- فوسفيت وفركتوز -6- فوسفيت فإن الأنزيم فوسفوجليكوأيسوميريز يحفز التحول الداخلى لهذان المركبان. وهكذا أيضا الأنزيم فوسفوجليكومُيُتيز يحفز التحول الداخلى

للجليكوز -6- فوسفيت وجليكوز-1- فوسفيت . بالنسبة لتحول الفركتوز 1-6 ثنائي الفوسفيت وترجيعه إلى فركتوز -6- فوسيفت فان الأمر يتطلب أنزيما مختلفا. هذا الأنزيم يسمى فركتوز ـ 6،1 ثنائى الفوسفاتيز. هذه الإسترات الفوسفاتية الأربعة يمكن اعتبارها نقاط على بداية الطريق للعديد من التفاعلات المتشعبة فى الخلية. هذه التحولات موضحة فى شكل 7-2.



شكل 7-2 : الخطوات الأولية في أيض الكربوهيدراتات ـ فسفرة الجليكوز والفركتوز.

تكوين وتفتيت السكروز synthesis and degradation of sucrose

لقد تبين أن التكوين الحيوى biosynthesis للسكروز يحدث فى النباتات بواسطة ثلاثة طرق. لقد أكتشف داودورف وجماعته Doudoroff et al من خلال أبحاثهم على البكتريا بيسيودموناس Pseudomonas (11) انزيم قادر على تحفيز تكوين السكروز من الجليكوز -1- فوسفيت والفركتوز. هذ الأنزيم، يسمى سكروز فوسفوروليز sucrose phosphorylase، ولقد تم فصله أخيرا من البسيودوموناس (22،23).

جليكوز -1- فوسفات + فركتوز ⇌ (سكروز فوسفورليز) سكروز + فوسفات غير عضوى

وكنتيجة للتحول الشكلى transformation للكربوهيدراتات، فإن النباتات قادرة تماما على الحصول على المادة الخام لهذا التفاعل وهكذا فإنه بالإمكان تماما حدوث مثل هذا التفاعل فى النباتات. إلا أنه يستثنى من ذلك أحد البحوث (33) حيث فشلت كل المحاولات لاظهار فعالية هذا الأنزيم فى النباتات الراقية.

تكوين السكروز، على الأقل بالنسبة للنباتات الراقية، يظهر أنه يشمل مساهمة يوريدين ثنائى الفوسفويت جليكوز uridine diphosphate glucose (UDPG) وهو مركبُ أكتشف أولا فى خلايا الخميرة (8). الأنزيم سكروز سينتيتيز sucrose synthetase يحفز نقل الجليكوز من UDPG إلى الفركتوز. فى تفاعل مشابه إلى حد ما الأنزيم سكروز فوسفيت سينتيتيز sucrose phosphate synthetase يحفز نقل الجليكوز من UDPG إلى الفركتوز -6- فوسفيت. يمكن توضيح كلا التفاعلين كالآتى:

يوريدين ثنائى الفوسفيت جليكوز + فركتوز ⇌ (سكروز سينثيتيز) يوريدين ثنائى الفوسفيت + سكروز

يوريدين ثنائى الفوسفيت جليكوز + فركتوز-6- فوسفيت ⇌ (سكروز فوسفيت سينثيتيز) يوريدين ثنائى الفوسفيت + سكروز فوسفيت

السكروز فوسفيت المتكون فى التفاعل الثانى يمكن أن يتحلل بواسطة أنزيم فوسفاتيز لينتج سكروز.

ليس واضحا حتى الآن فيما إذا كان تكوين السكروز فى النباتات بالطرق الثلاثة المذكورة يتم فى نفس الوقت. إلا أن فعالية السكروز سينتيتيز والسكروز فوسفيت سينتيتيز قد لوحظت فى كثير من النباتات (17، 28، 37). من الناحية الأخرى فعالية سكروز - فوسفوريليز لوحظت فقط فى عدد محدود من النباتات الأقل رقيا. ما هو موجود من براهين الآن يبين أن UDPG هو احد الملامح المهمة للتكوين الحيوى فى النباتات الراقية. الانزيم إنفيرتيز يحفز التحلل المائى للسكروز فى النباتات الراقية.

سكروز + ماء ←(انفرتيز) جليكوز + فركتوز

يعتقد أن هذا التفاعل يسير فى اتجاه واحد، وهكذا فان التحلل المائى يكاد أن يكون تاماً. حقيقة أن السكروز قد تم فصله من أنواع من الأنسجة النباتية تبين أن الطريق الرئيسى لتفتت السكروز فى النباتات ربما تكون من خلال فعالية هذا الأنزيم. إلا أن هذا تخمين لاغير حيث أن مهمة الأنفرتيز فى التصور الشامل لمجموع تفاعلات الكربوهيدراتات ليست، حتى الآن، واضحة. الملاحظة الشيقة أن حامض الجبريلين، منظم لنمو النبات، تبين أنه ينمى تكوين الأنفرتيز فى العديد من منظومات النمو النباتية (12، 25، 32). فى فصل لاحق سنناقش مهمة حامض الجبيريلين فى فسيولوجيا النباتات.

تكوين وتفتيت النشأ synthesis and degradation of starch

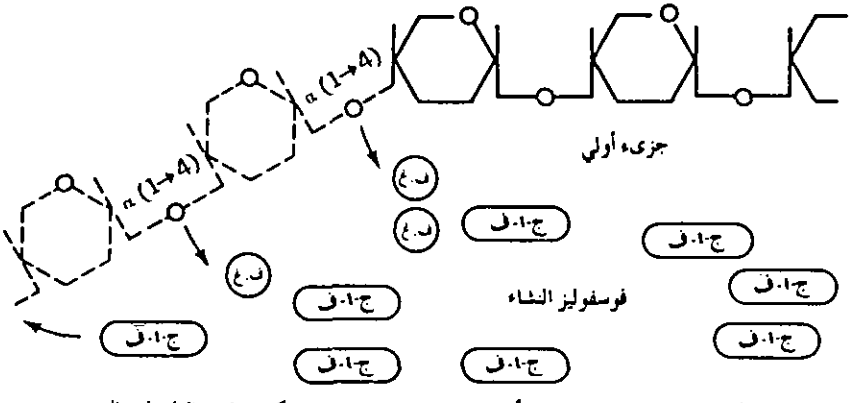
عبر السنوات الأخيرة تطورت دراسة مجموع تفاعلات النشأ فى الخلية النباتية إلى موضوع معقد وشيّق. أحد الإستنتاجات العامة المستخلصة من الدراسات العديدة حول هذا الموضوع هى أن تكوين وتفتيت النشأ تنظمه مجموعة من الأنزيمات، بعض هذه الأنزيمات يملك خاصتى التكوين والتفتيت، حسبما تمليه الظروف الوقتية عند مكان التفاعل.

التكوين synthesis : أكتشف هينز Hanes (21) وجود فوسفوريليز النشأ starch phosphorylase في نباتات البطاطا والبازلاء وبين فعاليته خارج الخلية الحية in vitro. لقد وجد أنه عند تواجد هذا الأنزيم مع الجليكوز -6- فوسفيت يمكن لجزئيات الجليكوز تكوين سكر متعدد ـ تتطلب هذه العملية أيضا جزيء أولى (قابل) متكون من 3 (مالتوز ثلاثى maltotriose) إلى حد أقصاه 20 من متبقيات الجليكوز مرتبطة ببعضها بروابط α (1-4) جليكوسيدية.

ن (جليكوز - 1 - فوسفيت) + قابل $\underset{\text{النشاء}}{\overset{\text{فوسفوريليز}}{\rightleftharpoons}}$ أميلوز + ن (فوسفيت)

جليكوز الجليكوز -1- فوسفيت يضاف إلى النهاية الغير إختزالية للجزيء الأولى ليكون رباط α (1→4) عند تلك النقطة. هكذا أنزيم فوسفوريليز النشأ يحفز إضافة وحدات الجليكوز واحدة بعد الأخرى إلى النهاية الغير إختزالية لجزيء أولى وبذلك تبنى سلسلة جزيء الأميلوز (شكل 7-3).

فوسفوريليز النشأ يمكن إعتباره أيضا إنزيم مُفتت وذلك لأنه فى وجود الفوسفات الغير عضوى، بامكان فوسفوريليز النشأ تحفير الإنشقاق الفوسفورى لرابطة α (1→4) لجزيء الأميلوز ولتكوّن جزئيات جليكوز -1-فوسفيت. تسمى هذه العملية التحلل الفوسفورى phosphorolysis. يختلف التحلل الفوسفورى عن التحلل المائى لكونه يشمل عناصر حامض الفوسفوريك بدلا من الماء.



شكل 3-7 : تكوين جزيء أميلوز بإضافة وحدات جليكوز إلى الطرف الغير مُختَزل لجزيء أولي. مُحفِّز التفاعل هو فوسفوريليز النشأ.
ج-1- ف = جليكوز - 1 - فوسفيت ف غ = فوسفيت غير عضوي

التركيزات العالية للفوسفيت الغير عضوى ولأيون الهيدروجين pH تساعد على التحلل الفوسفورى بينما التركيزات المنخفضة لكل من pH والفوسفيت الغير عضوى تساعد على تكوين النشأ. يجب ملاحظة أن الأبحاث الحديثة لمجموع تفاعلات النشأ دلت على أن فوسفوريليز النشأ هو بصفة رئيسية أنزيم مُفَتت (26). لقد تم استخراج فوسفوريليز النشأ من عدد من النباتات ويظهر أنه يوجد فى كل النباتات (45).

أنزيم آخر قادر على تكوين روابط α (1←4) باضافة الجليكوز إلى جزىء أولى هو ترانسجليكوسيليز UDPG transglycosylase. هذا الأنزيم أُكتشف أولا فى الفاصوليا، الذرة، والبطاطا حيث تبين أنه يحفز نقل الجليكوز من UDPG إلى قابل أو جزىء أولى. هذا الجزىء الأولى يمكن أن يكون مالتوز، مالتوز ثلاثى (3 وحدات جليكوز) مالتوزرباعى (4 وحدات جليكوز) أو حتى جزىء نشأ (35). عندما يستعمل النشأ كجزىء أولى يمكن إضافة وحدات الجليكوز إما إلى أميلوز أو اميلوبكتين. وهكذا يظهر أن UDPG ترانسجليكوسيليز يتطلب وجود رابطة α (1←4) جليكوسيدية واحدة على الأقل مثل ما هو موجود فى المالتوز ويحفز تكوين روابط α (1←4) جليكوسيدية إضافية.

$$\text{UDPG} + \text{قابل} \underset{}{\overset{\text{ترانسجليكوسيليز}}{\rightleftharpoons}} \text{UDPG} + \alpha\ (1 - 4)\ \text{قابل جليكوسيل}$$

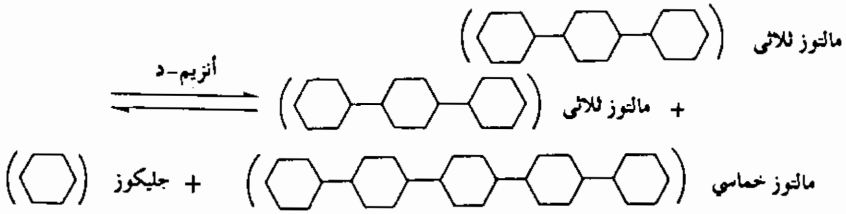
فى تكوين النشأ ربما يعمل السكروز كمانح للجليكوز. وجد أكازاوا وجماعته Akazawa et al أن حضن السكروز C^{14} مع حبيبات النشأ، سكروز سينتيتيز ويريدين ثنائى الفوسفويت (UDP) ينتج عنه نقل مقدار قيم من الكربون المشع إلى النشأ. أقترح هؤلاء أن جليكوز السكروز ينقل أولا إلى UDP مكونا UPDG كنتيجة لإنعكاس تكوين السكروز. بعد ذلك الجليكوز المنقول إلى UPDG ينقل بدوره إلى النشأ. هذه الطريقة تبين كيفية المحافظة على إمداد مستمر من UDPG من أجل تكوين النشأ شكل (7-4).

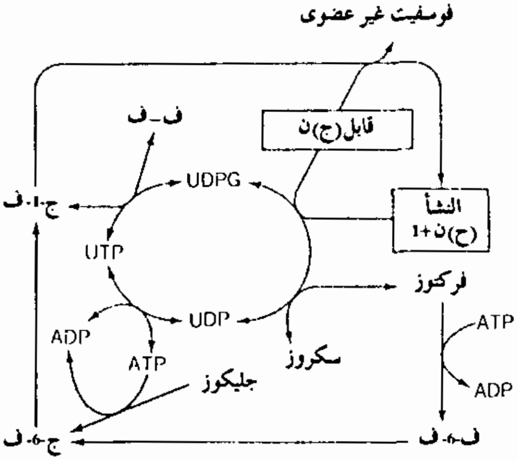
بينت الإكتشافات الحديثة أن UDPG ربما لايلعب إلا دوراً ثانويا فقط فى تكوين النشأ. على سبيل المثال أوضح ميوراتا وجماعته Murata et al (31،30) أن الأدينوسين ثنائى الفوسفيت جليكوز (ADPG) يستخدم بكفاءة أكثر فى تكوين

النشأ من UDPG. يؤيد هذه النتائج إكتشاف أن ADPG كمركب طبيعى فى الذرة (36) والأرز (30-31). بالنظر إلى ماذكر أعلاه ربما من المستحسن أن يسمى UDPG ترانسجليكوسيليز أميلوزسينتيتيز. فى طريقة تكوين النشأ الموضحة فى شكل 7-4 يمكن أحلال ADPG محل UDPG.

مازال هناك انزيم آخر وجد أنه يحفز تكوين روابط α (1←4) الجليكوسيدية. هذا الأنزيم يسمى أنزيم – د D- enzyme ولقد أكتشفه أولا بيث وجماعته Peat et al (34) فى البطاطا وأتضح أنه يحفز النقل العكسى لإثنين أو أكثر من وحدات الجليكوز من مالتوديكسترين (سلاسل جليكوز متكونة من أكثر من وحدتين ذات روابط α (1←4)) إلى قوابل متنوعة.

إذا اعتبرنا أن أحد جزئيات المالتوز الثلاثي هو مادة الأساس substrate وأن جزئيا آخر هو القابل فإن أنزيم – د يمكن أن يحفز تكوين مالتوبينتاأوز maltopentaose تضاف وحدات المالتوديكسترين إلى الطرف الغير مُختزل للجزىء القابل.

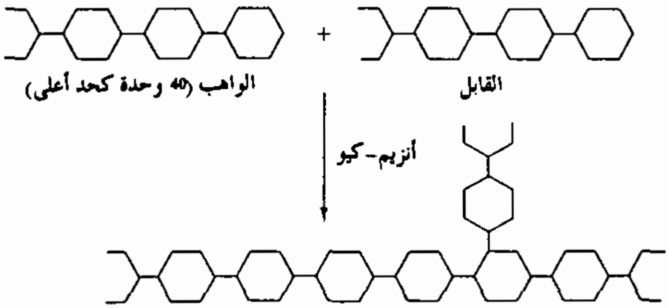




شكل 7-4 : رسم تخطيطي لتكوين النشأ. ف-6-ف، ج-6-ف و ج-1-ف تمثل فركتوز-6-فوسفيت، جليكوز-6-فوسفيت وجليكوز-1-فوسفيت على التوالي.
(After T. Akazawa et al. 1964. Plant Physiol. 39:371.)

أوضحا ووكر و ويلان Walker and Whelan أنه إذا انُحيّ الجليكوز الذى يتجمع فى التفاعل المذكور أعلاه بواسطة بعض التفاعلات الأخرى للخلية فان سلاسل أميلوز ذات أطوال قيمه يمكن بناؤها بواسطة أنزيم – د. على سبيل المثال فَسْفَرت الجليكوز إذا وجد الهيكسوكاينيز وإلـ ATP.

فوفسوريليز النشأ، UDPG ترانسجليكوسيليز (مُكون الأميلوز) وانزيم – د جميعهم يُحفز تكوين روابط α (1–4) جليكوسيدية. إلا أنه وكما ذكر سابقا فإن جزىء النشأ يحتوى أيضا على روابط α (1–6) جليكوسيدية عند نقط تفرعه. عصارات البطاطا تحتوى على انزيم (انزيم – كيو Q- enzyme) قادر على تكوين جزىء مثل اميلوبكتين باستعمال الأميلوز كمادة تفاعل. بُوم وجيلبيرت Baum and Gilbert(3) كانا أول من استخرجا انزيم – كيو من عصارة البطاطا. يعتقد أن أنزيم – كيو يحفز نقل سلاسل وحدات الجليكوز الصغيرة من جزىء مثل الأميلوز، والذى سنسميه الجزىء المانح، إلى جزىء قابل ذو أربع وحدات جليكوز ذات روابط α (1–4). السلاسل الصغيرة المنقولة تُرْبَط مع الكربون السادس لأحد وحدات الجليكوز للجزىء القابل لتكوين روابط α (1–6) جليكوسيدية (شكل 7-5).



شكل 7-5 : رسم تخطيطى يبين تكوين جزىء أميلوبكتين محفزاً بإنزيم–كيو.

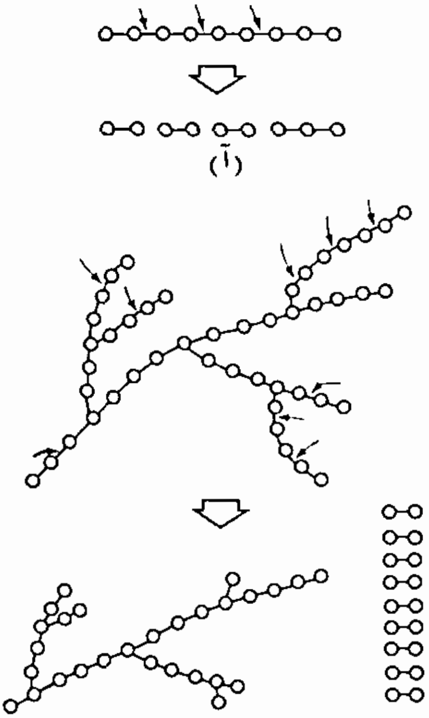
الإحتمال الأكثر توقعا أن النشأ يتكون كنتيجة لإزدواج فعالية أنزيم – كيو وأنزيم أو أكثر من الأنزيمات المعروفة بأنها تحفز تكوين روابط α (1–4). إلا

أن هذا لم يتضح بعد، والسؤال عن كيفية تكوين الأميلوز والأميلوبكتين معا فى نفس حبيبة النشأ لم تتم الإجابة عليه بعد. حقا إن حضن أنزيم - كيو مع فوسفوريليز النشأ فى نفس مخلوط التفاعل ينتج عنه خليط من السكريات المتعددة المتفرعة فقط دون التكوين الفردى للأميلوز والأميلوبكتين (2)، اللذان ربما يتكونا فى مواقع مختلفة من الخلية.

إنه من الشيق أن نلاحظ أنه فى نبات واحد على الأقل (الذرة الحلوة) يتكون سكر متعدد من نوع الجليكوجين (نشأ حيوانى نباتى phytoglycogen) كما يتكون أميلوز وأميلوبكتين (45). النشأ الحيوانى - النباتى مثل النشأ الحيوانى أكثر تفرعا من الأميلوبكتين ويحتوى على العديد من الروابط التى تربط سلسلة بأخرى حيث أنه لا أحد من الأنزيمات السابق شرحها قادر على تفكيك سلاسل النشأ الحيوانى - النباتى، فالرأى المفضل هو أن الذرة الحلوة تحوى انزيمات إضافية يمكنها القيام بهذه المهمة.

التفتت degradation: كل من α و β اميليز ذو اهمية أساسية ف تفتيت النشأ. هذان الأنزيمان وجدا فى أنواع متعددة من النباتات ويمثلان أحسن الوسائل لتحريك مخزون الكربوهيدراتات فى النبات، وهما أيضا من انزيمات التحلل المائى حيث يحفزان إضافة عناصر الماء إلى روابط α (1-4) الجليكوسيدية.

لقد تم فصل β اميليز، الموجود بكثرة فى البذور، من العديد من النباتات. حضن هذا الأنزيم مع الأميلوز يفتت جزىء الأميلوز بالكامل إلى مالتوز. مبتدئين عند النهاية الغير مُختزلة لجزىء أميلوز متكون من عدد زوجى من وحدات الجليكوز، يُنحى β اميلز بنجاح وحدات المالتوز حتى يتم تفتت كل الجزىء إلى مالتوز. إلا أنه إذا كان جزىء الأميلوز متكون من عدد أحادى من وحدات الجليكوز فان التحلل المائى فى وجود β أميليز ينتج عنه جزئيات مالتوز وجزىء مالتو ترايوز. المالتوترايوز يمثل وحدات الجليكوز الثلاث عند نهاية الطرف الإختزالى لجزىء الأميلوز. إذا كان الجزىء اميلوبكتين فعندها يبدأ β اميلز من النهاية الغير مُختَزلة لكل تفرع وينحى بنجاح وحدات مالتوز ويُبْقى على وحدتا جليكوز ذات روابط α (1-6) (الشكل 7-6).



شكل 7-6 : التحلل المائى للنشأ بواسطة β أميلوز
(آ) تحليل β أميليز المائى لسلسلة فردية العدد.
(ب) تحليل β أميلز المائى لجزىء أميلوبكتين.

دراسة فعالية كل من α،β اميليز ستظهر أن طريقة عمل كل منهما مختلفة تماما. بينما ينحى β أميليز وحدات المالتوز واحدة بعد الأخرى من النهاية الغير مُخْتزِلة لسلسلة من وحدات الجليكوز، يُهاجم α أميليز، بدون تحديد، أى رباط α(1←4) فى جزىء النشأ. هذا يعنى أن α أميليز يمكن أن يحلل مائيا روابط α (1←4) عند كلا النهايتين أو فى وسط الجزىء. إذا هوجمت سلسلة متفرعة تتحلل مائيا كل روابط α (1←4) إلى حدود ثلاثة وحدات ذات روابط (1←6). نواتج فعالية α اميلز على النشأ هى خليط من السكريات المحـــدودة أو الديكسترين شكل (7-7).

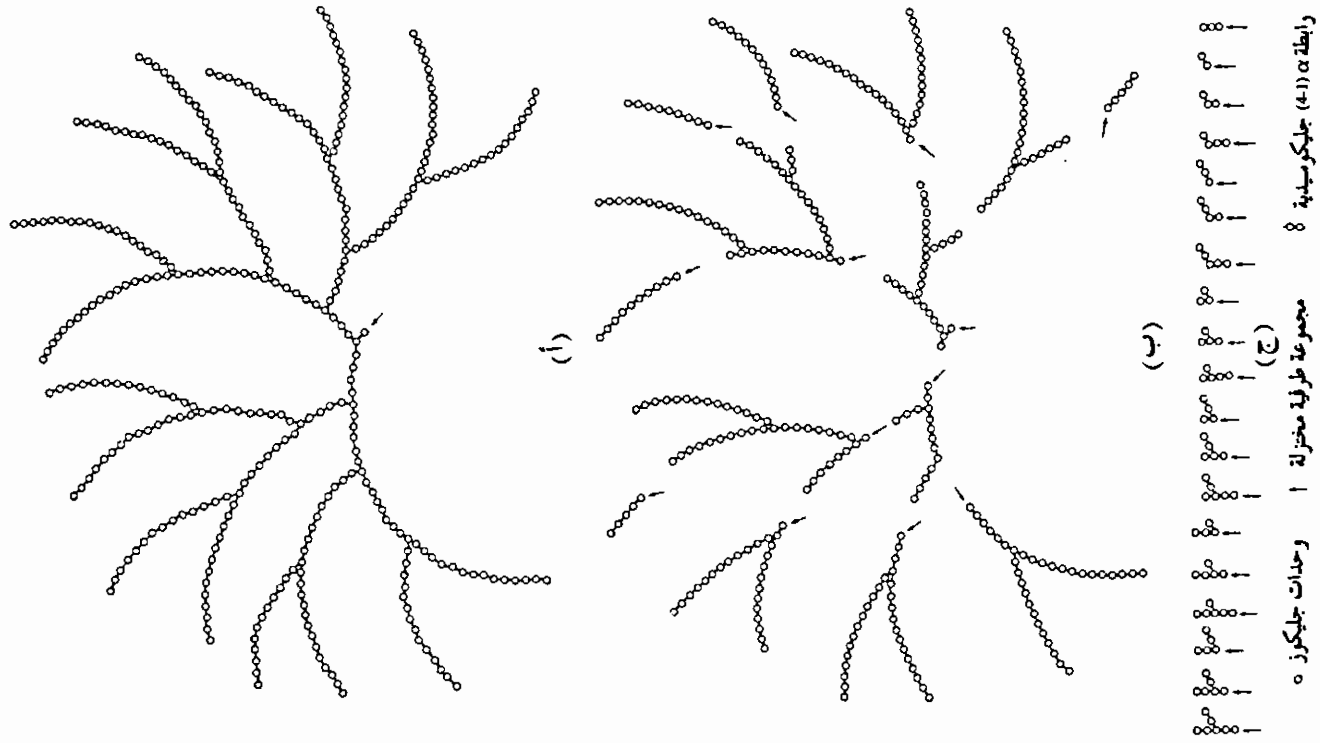
بالإضافة إلى فعالية α،β أميليز فإن أنزيم فوسفوريليز النشأ بامكانه أيضا تفتيت النشأ بواسطة انشقاق فوسفورى لروابط α (1←4) الجليكوسيدية. فعالية فوسفوريليز النشأ التفتيتية سبق نقاشها فى نفس الجزء من هذا الفصل المتعلق بفعالية هذا الأنزيم التكوينية.

فى نقاشنا لتفتت النشأ غطينا التحلل المائى والتحلل الفسفورى لرابطة α (1→4) بواسطة أنزيمات α،β أميليز وفوسفورليز النشأ. هذه الأنزيمات لا يمكنها أن تفتت جزىء الأميلوبكتين كلية بسبب وجود روابط α (1→6). إلا أن أنزيم – ر R— enzyme المفصول من نباتي الفول والبطاطا (24) وأنزيم أيسوميليز isomylase المفصول من الخميرة (27) كل منهما قادر على تحفيز التحلل المائى لروابط α (1→6). كلا الأنزيمان يتميزان بتفكيكهما لروابط α (1→6) ولا يحفزا التحلل المائى لراوبط α (1→4). كما هو متوقع فعالية α،β أميليز بالنسبة للأميلوبكتين تزداد زيادة ملحوظة فى وجود أنزيم – ر أو أيسوميليز. باستثناء جليكوز -1- فوسفيت، والذى ينتج عن فعالية فوسفوريليز النشأ، أبسط نواتج التفتت المتكونة كعواقب لفعاليات الأنزيمات المذكورة أعلاه على النشأ هو المالتوز. إلا أن المالتوز ليس بالسكر الذى يمكن تيسره للنبات بسهولة. هذه المشكلة تعتبر منتهية نظراً لان أنزيم المالتيز يكاد يوجد فى كل النباتات. المالتيز والذى غالبا ما يكون وجوده مرتبطا مع انزيمات الأميليز (19)، يحفز التحلل المائى لرابطة المالتوز الجليكوسيدية لينتج جزئيات جليكوز.

بناءاً عليه، لدينا صورة عامة لتكوين وتفتيت النشأ، تبدأ بالجليكوز وتنتهى بالجليكوز. لاحظنا أيضا أن العديد من الأنزيمات ذات علاقة بمجموع تفاعلات النشأ وتتطلب عملية بناء أو تفتيت جزىء النشأ فعالية متجانسة من العديد من هذه الأنزيمات مع بعضها.

تكوين وتفتيت السليلوز synthesis and degradation of cellulose

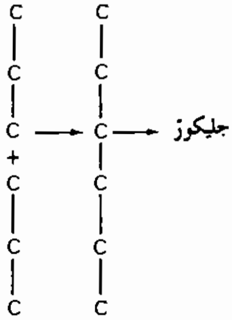
التكوين: synthesis على النقيض من مجموع تفاعلات النشأ، معرفتنا لمجموع تفاعلات السيليوز محدودة جداً. معظم المعلومات حول تكوين السيلوز تأتى من دراسات على نوع من البكتريا يتبع الجنس أسيتوباكتر genus acetobacter منتج للسليلوز. عند تغدية مزارع أسيتوباكتر بكربوهيدراتات وسطية مُميزة ب C^{14} مثل الجليكوز فانه من المستطاع حتما إجاد الكربون المشع فى السليلوز.



شكل 7-7 : فعالية α أميليز بالنسبة للأميلوبكتين (آ) نموذج للأميلوبكتين (ب) ديكسترينات ذات أوزان جزئية متوسطة تعطى لون بنفسجى، أرجوانى أو أحمر مثل اليود. نتيجة لانشطار 4% من روابط الأميلوبكتين الجليكوسيدية. (جـ) الحدود المحتملة لتركيب الديكسترينات الناتجة من تفتت الأميلوبكتين.
(After P. Bernfield. 1951. Adv. Enzymol. 12:379.)

وجد أيضا أن مركبات أخرى غير الجليكوز يمكن استخدامها كمركبات وسطية لهذه العملية. هذا يعنى أنه عندما تغذى الأسيتوباكتر بكربوهيدراتات غير الجليكوز (مثلا المانيتول، جلايسيرول) فان الأنزيمات اللازمة لتحويل هذه الكربوهيدراتات إلى جليكوز يجب أن تؤدى مفعولها قبل دمج كربون هذه المركبات فى السليلوز.

عند تغذية أسيتوباكتر أسيتجينم acetobacter acetigenum بحامض اللبن lactic acid متميز بمجموعة الكاربوكسيل ($^{14}C\ OOH$ —) يُحْمل الكربون المتميز إلى السليلوز. التوزيع المتماثل للكربون المتميز فى جزىء السليلوز يدل على أن وحدات جليكوز السليلوز تتكون بإلتحام مركبين كل منهما ذو ثلاث كربونات (5).



إذا سمح للأسيتوباكتر زايلينيم A. xylinum باستعمال جليكوز، مُميز بالكربون الأول أو السادس، كأساس لتكوين السليلوز، كل الكربون المُميز تقريبا يبقى سليما على جليكوز السليلوز المتكون حديثا (20). هذه النتائج تبين بوضوح أنه عندما يكون الجليكوز المصدر الوحيد للكربون فانه يدخل فى تكوين السليلوز كجزىء سليم بدون سابق تفاعل أو تجزئة. ما تجمع من دلائل يدل على أنه بالرغم من أن الجليكوز لا يتعرض لأى تجزئة مسبقة فان فسفرة الجليكوز يمكن أن تكون ضرورية قبل أن يتم تحويله إلى سليلوز (39).

لقد تم إنجاز بعض الأعمال الشيقة بخصوص إمكانية مساهمة UDPG فى تكوين السليلوز وفى تكوين النشأ. جليسر glaser (18) وجد أن الأنزيمات

المستخرجة من خلايا اسيتوباكتر زيلينيام بامكانها تكوين السليلوز فى وجـود UDPG المُميـز بالجليكـوز. إلا أن إحـلال الجليكـوز المميـز بدلا من UDPG كانت نتيجته سلبية. تكوين السليلوز فى منظومة UDPG يُسّهله بدرجـة كبيـرة إضافة جزىء قابل (سيلوديكسترين cellodextrin) إلى الخليط.

$$\text{UDPG} + \text{قابل} - \text{UDP} + \beta\,(1 \rightarrow 4) - \text{جليكوسيل} - \text{قابل}$$

ما هو أكثر أهمية هو ما وجده بروموند وجيبون Brummond and Gibbons (7) من أن الأنزيمات المستخرجة من لوبينس ألباس Lupinus albus (نبات راقى) قادرة على تكوين السليلوز من UDPG. بناءاً عليه يظهر أنه فى بعض الحـالات على الأقل تكوين السليلوز مماثل لتكوين النشأ. مازالت هناك حاجة للكثير من العمل بخصوص هٰذه الناحية من تكوين السليلوز، لكن هناك أمل فى الميكانيكية التـى تقدمهـا نظريـة UDPG لدمـج الجليكـوز فى سلسلـة السليلـوز. فى احـد الدراسات التي شملت نبات راقى (نبات فول المانج mung bean seedlings وُجد أن GDPG منشيء أولى جيد للسليلوز (14،41).

التفتت degradation: غنى عن القول أن تفتت السليلوز هو أحد الملامح الأساسية لبيئة هٰذا العالم. لو لم يكن هٰذا ممكناً لتغطت الأرض بالنباتات الميتة ولحدث نقص ملحوظ فى غاز ثانـى أكسيـد الكربـون الجـوى. إلا أن الطبيعـة أمدتنـا بكائنات أولية حية مختلفة قادرة على تفتيت السليلوز، من بينها بعض أصناف من البكتريا والفطريات.

طبقا لما هو متوفر من أدلة يمكن اعتبار التحلل المائى للسليلوز هجوم عشوائى على روابط β (1–4). يُختزل جزىء السليلوز إلـى سيلوديكستريـن cellodextrin وفـى النهايـة إلـى سيلوبيـوز cellobiose، سكـر ثنائـى متكـون من وحدتيـــن من الجليكوز. الأنزيمات المساهمة فى التحلل المائى العشوائى للسليلوز إلى سيلوبيوز لم تُعرّف بعد لكنها جمعت تحت تسمية عامة هى سليوليز.

رابطة β (1–4) يمكن تحللها مائيا بواسطة أنزيم سيلوبييز

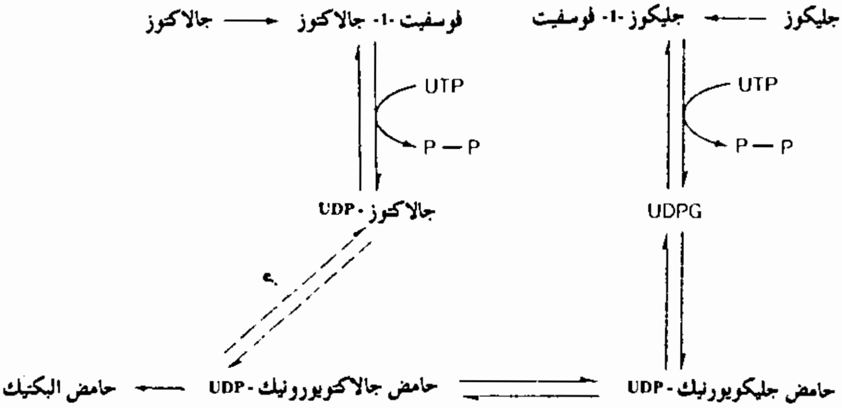
$$\text{سيلولوز} \xrightarrow{\text{سيلوليزات}} \text{سيلوديكسترين} \rightarrow \text{سيلوبيوز} \xrightarrow{\text{سيلوبيوز}} \text{جليكوز}$$

تكوين وتفتيت المواد البكتينيه

Synthesis and degradation of pectic substances

عموما يعتقد أن أول ممر لتكوين المواد البكتينية هو من خلال وساطة UDPG . يؤيد هذا ملاحظة أن كل من الجليكوز والجالاكتوز هما مادتان أساسيتان جيدتان لتكوين حامض البكتيك وأن UDPG وجالاكتوز – UDP يمكن تحويل كل منهما إلى الآخر بسهولة. شكل 7-8 يظهر ممراً محتملا يمكن أن يتكون عن طريقة حامض البكتيك. فى هذا الممر بامكاننا أن نرى أين يدخل الجليكوز أو الجالاكتوز فى تكوين حامض البكتيك. كل التفاعلات الموضحة وجدت فى النباتات ما عدا مساهمة حامض جالاكتويورنيك المنشق عن حامض جالاكتويورنيك – UDP فى سلسلة حامض البكتيك. إلا أن هذه الخطوة الأخيرة هى افتراض منطقى، على الأخص بالنظر إلى مساهمة UDPG فى تكوين السكريات المتعددة الأخرى مثل النشأ والسليلوز. مجموعات الميثايل الموجودة فى المواد البكتينية المؤسترة esterfied إلى مجموعة الكاربوكسيل لوحدة حامض الجالاكتويورنيك، من المحتمل جداً أنها مُعطاة بواسطة المتيونين methionine من خلال إس – أدينوسيلمثيونين S. adenosylmethionine لقد تبين أن مركب إس – أدينوسيلمثيونين ذو فعالية فى نقل مجاميع الميثايل.

التحلل المائى لروابط α (1→4) للمواد البكتينية يُحفّزه انزيم بكتين



شكل 7-8 : الطريقة المحتملة لتكوين حامض البكتيك. P = فوسفيت.

جالاكتويورونيز المتعدد polygalactouranase. التحلل المائى لروابط الإسترميثايل للبكتين يُحفّزه بكتين ميثايل إيستريز.

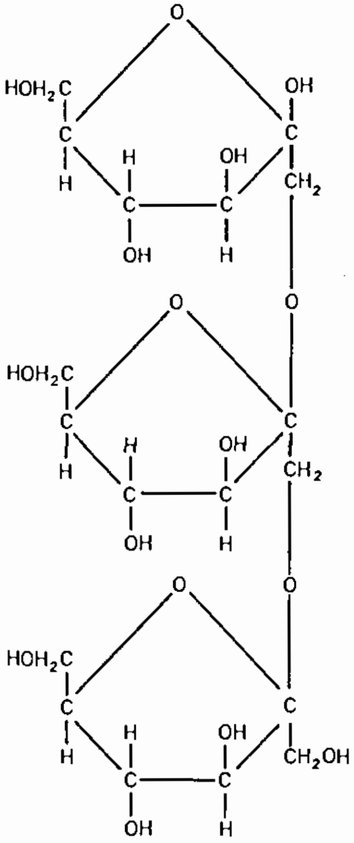
الإنولين inulin

قبل أن نترك مناقشة الكربوهيدراتات، يجب ذكر المادة الإحتياطية، الأينولين والموجودة بكثرة فى نبات العائلة المركبة، على وجه الخصوص مصادر الإنولين الجيدة هى البطاطا الحلوة dahlia، تشيكورى chicory، أرتيتشوك القدس Jerusalem artichoke. يُعْتقَد أن الأنولين عديد القطع يشمل حوالى 35 وحده فركتوز متصلة بروابط β (2 ← 1) غير متفرعة. إلا أنه، عند التحلل المائى ينتج الأنولين كمية بسيطة من الجليكوز. الآن يعتقد أن هناك وحدتان من الجليكوز فى جزىء الأنولين أحدهما فى مكان ما فى الوسط والآخرى عند الطرف الإختزالى للسلسلة لتعطى رابطة كرابطة السكروز. بناءاً عليه يجب أن يكون مفهوماً أن التركيب الجزىء (الموضح أدناه) يبين فقط وحدات متكررة من بقايا الفركتوز وأنه لغرض التبسيط أستبعدت وحدتى الجليكوز ما هو متوفر من ادلة يبين أن الإنولين يتكون بواسطة نقل جزء الفركتوز لجزىء السكروز إلى جزىء قابل.

جليكوز – فركتوز + جليكوز (فركتوز) ن ⇋ جليكوز – (فركتوز)ن+١ فركتوز + جليكوز

وجدت أنزيمات قادرة على التحلل المائى لروابط β (2 ← 1) للأنولين فى نبات أرتيتشوك القدس Jerusalem artichoke (13). أقترح البعض أن هذه الأنزيمات تعمل على تحريك الإنولين الذى يستخدم أثناء نمو السيقان الأنبوبية لهذا النبات.

فى عائلة النجيليات تمت إكتشافات أخرى لسكريات متعددة ذات سلاسل قصيرة والتى تتكون فى الأساس من وحدات فركتوز ذات روابط β (2 ← 6). هذه السكريات المتعددة تسمى ليفانات levans وهى تشبه الأنولين فى أن أحد طرفيها ينتهى بمتبقية سكروز.



أنيولين (~35 وحدة فركتوز)

الملخص Summary

عموما، كربوهيدراتات النباتات يمكن فصلها إلى مجموعتين كبيرتين. مجموعة مهمتها الرئيسية البناء والتدعيم ومجموعة مهمتها الرئيسية التخزين. بالنسبة لجميع الكربوهيدراتات فان المواد الأكثر أهمية للنبات هى النشأ كمادة تخزينية والسليلوز كمادة بنائية. كل من النشأ والسليلوز جزئيات متعددة القطع متكونة من وحدات جليكوز متكررة. وحدات جليكوز النشأ مرتبطة بصفة رئيسية بروابط α (1−4) جليكوسيدية أما وحدات جليكوز السليلوز فهى مرتبطة بروابط β(1−4) جكيلوسيدية.

تنتقل الكربوهيدراتات فى النبات على شكل سكروز وهو سكر ثنائى متكون من جليكوز وفركتوز فى روابط β(1←2). يعتقد أن السكروز هو أساس تكوين الإنولين المادة التخزينية المتكونة بصفة رئيسية من وحدات فركتوز.

REFERENCES

1. Akazawa, T., T. Minamikawa, and T. Murata. 1964. Enzymic mechanism of starch synthesis in ripening rice grains. *Plant Physiol.* 39:371.
2. Barker, F., H. Nasr, F. Morrice, and J. Bruce. 1950. Bacterial breakdown of structural starches in the digestive tract of ruminant and non-ruminant mammals. *J. Path.* 62:617.
3. Baum, H., and G. A. Gilbert. 1953. A simple method for the preparation of crystalline potato phosphorylase and Q-enzyme. *Nature* 17:983.
4. Bernfeld, P. 1951. Enzymes of starch degradation and synthesis. *Adv. Enzymol.* 12:379.
5. Bourne, E. J., and H. Weigel. 1954. ^{14}C-cellulose from *Acetobacter acetigenum. Chem. Ind.* 132.
6. Brimacombe, J. S., and M. Stacey. 1962. Cellulose, starch, and glycogen. In M. Florkin and H. S. Mason, eds., *Comparative Biochemistry.* New York: Academic Press.
7. Brummond, D. O., and A. P. Gibbons. 1964. The enzymatic synthesis of cellulose by the higher plant. *Biochem. Biophy. Res. Com.* 17:156.
8. Caputto, R., L. F. Leloir, C. E. Cardini, and A. C. Paladini. 1950. Isolation of the coenzyme of the galactose phosphate-glucose phosphate transformation. *J. Biol. Chem.* 184:333.
9. Davies, D. D., J. Giovanelli, and T. A. Rees. 1964. *Plant biochemistry.* Oxford: Blackwell Scientific Publications.
10. Doesburg, J. J. 1973. The pectic substances. In L. P. Miller, ed., *Phytochemistry.* New York: Van Nostrand Reinhold.
11. Doudoroff, M., N. Kaplan, and W. Z. Hassid. 1943. Phosphorolysis and synthesis of sucrose with a bacterial preparation. *J. Bio. Chem.* 148:67.
12. Edelman, J., and M. A. Hall. 1964. Effect of growth hormones on the development of invertase associated with cell walls. *Nature* 201:296.
13. Edelman, J., and T. G. Jefford. 1964. The metabolism of fructose-polymers in plants. *Biochem. J.* 93:148.
14. Elbein, A. D., G. A. Barber, and W. Z. Hassid. 1964. The synthesis of cellulose by an enzyme system from a higher plant. *J. Am. Chem. Soc.* 86:309.
15. French, D. 1954. The raffinose family of oligosaccharides. *Adv. Carbohydrate Chem.* 9:149.
16. Fruton, J. S., and S. Simmonds. 1959. *General biochemistry.* New York: John Wiley & Sons.
17. Gibbs, M. 1959. Metabolism of carbon compounds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 10:329.
18. Glaser, L. 1958. The synthesis of cellulose in cellfree extracts of *Acetobacter xylinum. J. Biol. Chem.* 232:627.

19. Gottschalk, A. 1958. The enzymes controlling hydrolytic phosphorolytic and transfer reactions of the oligosaccharides. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 6:87.
20. Greathouse, G. 1957. Biosynthesis of C^{14} labeled cellulose by *Acetobacter xylinum*. IV. From *d*-glucose-1-C^{14}, *d*-glucose-6-C^{14} and glycerol-1,3-C^{14}. *J. Am. Chem. Soc.* 79:4505.
21. Hanes, C. S. 1940. The reversible formation of starch from glucose-1-phosphate catalysed by potato phosphorylase. *Proc. Roy. Soc.* B, 129:174.
22. Hassid, W. Z., and M. Doudoroff. 1950. Enzymatic synthesis of sucrose and other disaccharides. *Adv. Carbohydrate Chem.* 5:29.
23. Hassid, W. Z., and M. Doudoroff. 1950. Synthesis of disaccharides with bacterial enzymes. *Adv. Enzymol.* 10:123.
24. Hobson, P. N., W. J. Whelan, and S. Peat. 1951. The enzymatic synthesis and degradation of starch. XIV. R-enzyme. *J. Chem. Soc.* 1451.
25. Kaufman, P. B., N. Ghosheh, and H. Ikuma. 1968. Promotion of growth and invertase activity by gibberellic acid in developing *Avena* internodes. *Plant Physiol.* 43:29.
26. Manner, D. J. 1973. Starch and inulin. In L. P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
27. Maruo, B., and T. Kobayaski. 1951. Enzymic scission of the branch links in amylopectin. *Nature* 167:606.
28. Mendicino, J. 1960. Sucrose phosphate synthesis in wheat germ and green leaves. *J. Biol. Chem.* 235:3347.
29. Miller, L. P. 1973. Mono- and oligosaccharides. In L. P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
30. Murata, T., T. Minamikawa, T. Akazawa, and T. Sugiyama. 1964. Isolation of adenosine diphosphate glucose from ripening rice grains and its enzymic synthesis. *Arch. Biochem. Biophys.* 106:371.
31. Murata, T., T. Sugiyama, and T. Akazawa. 1964. Enzymic mechanism of starch synthesis in ripening rice grains. II. Adenosine diphosphate glucose pathway. *Arch. Biochem. Biophys.* 107:92.
32. Palmer, J. M. 1966. The influence of growth regulating substances on the development of enhanced metabolic rates in thin slices of beetroot storage tissue. *Plant Physiol.* 41:1173.
33. Pandya, K. P., and C. V. Ramakrishnon. 1956. Biosynthesis of sucrose in sugar cane leaves. *Naturwiss.* 43:85.
34. Peat, S., W. J. Whelan, and W. R. Rees. 1953. D-Enzyme: A disproportionating enzyme in potato juice. *Nature* 172:158.
35. Ranson, S. L., and M. Thomas. 1963. Enzyme action in plant metabolism. In W. B. Turill, ed., *Vistas in botany*. New York: Macmillan.
36. Recondo, E., M. Dankert, and L. F. Leloir. 1963. Isolation of adenosine diphosphate D-glucose from corn grains. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 12:204.
37. Rorem, E. S., H. G. Walker, and R. M. McCready. 1960. Biosynthesis of sucrose and sucrose-phosphate in sugar beet leaf extract. *Plant Physiol.* 35:269.
38. Scherpenberg, H. van, W. Grobner, and O. Kandler. 1965. *Beitr. Biochem. Physiol. Naturstoffen Festschr.* 387, 406.
39. Schramm, M., Z. Gromet, and S. Hestrin. 1957. Role of hexose phosphate in synthesis of cellulose by *Acetobacter xylinum*. *Nature.* 179:28.
40. Sellmair, J. and O. Kandler. 1970. *Z. Pflanzenphysiol.* 63:65.

41. Teng, J. and R. L. Whistler. 1973. Cellulose and chitin. In L. P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
42. Timell, T. E. 1965. Wood and bark polysaccharides. In W. A. Coté, Jr., ed., *Cellular ultrastructure of woody plants*. N.Y.: Syracuse Univ. Press.
43. Walker, D. A., and W. J. Whelan. 1959. Synthesis of amylose by potato D-enzyme. *Nature* 183:46.
44. Webb, K. L., and J. W. A. Burley. 1964. Stachyose translocation in plants. *Plant Physiol.* 39:973.
45. Whelan, W. J. 1958. Starch and similar polysaccharides. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 6:154.
46. Wolfrom, M. L., and A. Thompson. 1956. Occurence of the (1 → 3)-linkage in starches. *J. Am. Chem. Soc.* 78:4116.
47. Worth, H. G. J. 1967. The chemistry and biochemistry of pectic substances. *Chem. Rec.* 67:465.
48. Zimmermann, M. H. 1957. Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. *Plant Physiol.* 32:288.
49. Zimmermann, M. H. 1957. Translocation of organic substances in trees. II. On the translocation mechanism in the phloem of white ash. *Plant Physiol.* 32:399.

الفصل الثامن

التنفس والتخمّر Respiration and fermentation

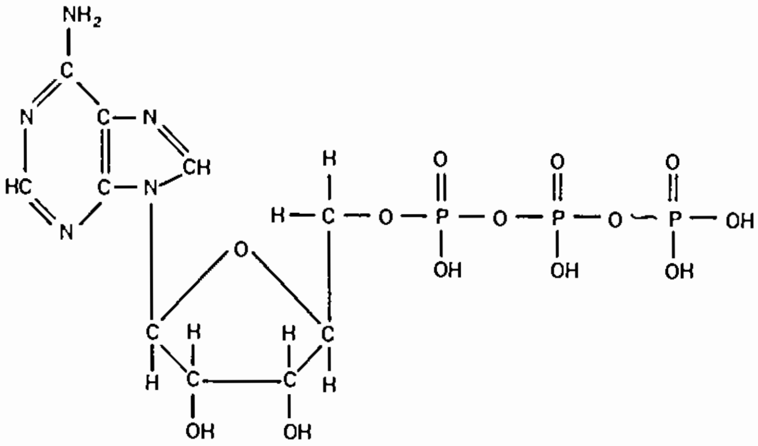
مــقــدمــة Introduction

في هذا الفصل سنهتم بالانطلاق وبالاستعمال المحكومين للطاقة المخزنة بواسطة عمليتي التنفس والتخمر من أجل تدعيم وإبقاء المنظومة الحية. العمليات الحياتية المهمة مثل تكوين البروتين والدهون والكربوهيدراتات تتطلب انفاق مقدار من الطاقة، من أين تأتي هذه الطاقة؟، كيف تخزن وكيف يمكن للخلية الحية أن تستفيد منها؟ هذه بعض الأسئلة التي سيتم تحليلها في الصفحات التالية.

خلال عملية البناء الضوئي (ستناقش في فصل لاحق) تتحول الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية وتخزن في روابط جزيئات عضوية معقدة. الجزء الأكبر من الطاقة المخزنة في النبات توجد في الكربوهيدراتات مثل النشأ والجليكوز اضعاف أو تكسير روابط كربون–كربون الموجودة في هذه المركبات ومثيلاتها يُحرر كمية معتبرة من الطاقة لاستعمال النبات. إلّا أن الطاقة التي يحتويها مركب مثل الجليكوز لا تُحرّر في دفعة واحدة ولكن تنطلق ببطء في سلسلة تفاعلات مرحلية تتحكم فيها الأنزيمات. عموماً تسمى سلسلة التفاعلات التي تحدث داخل الخلية والتي تؤدّي إلى تكوين أو تجزئة مركبات عضوية بالمسلك الأيضي metabolic pathway. في هذا الفصل إذاً سنناقش المسالك الأيضية للتنفس والتخمر وعلاقتهما بالإنطلاق المحكوم للطاقة المخزنة.

أدينوسين ثلاثي الفوسفيت: مركب مرحلي ذو طاقة Adenosine triphosphate: an energy intermediate

سبق وأن ذكرنا أن كل من تفاعلي إنتاج الطاقة واستهلاك الطاقة يحدثان في داخل الخلية الحية. الطاقة الكامنة أو المخزنة لأحد المركبات (مثل الجليكوز)



تُطلق وتستخدم بطريقة كفوءة للغاية فى تكوين مركبات أخرى (مثل البروتين). هذه الطاقة التى أصبحت الآن مخزنة فى المركب المتكون حديثاً يمكن، بدورها توفيرها لتفاعلات تكوينية أخرى. ماهو موصوف هنا هو ازدواج لتفاعلين أحدهما يولد الطاقة والآخر يستهلكها. إلّا أنه فى كثير من الحالات تحدث التفاعلات المولّدة للطاقة فى غياب التفاعلات المستهلكة لها. الطاقة المنطلقة فى مثل هذه الحالة تنطلق على هيئة حرارة ومعرضة للفقد. إلّا أن الطبيعة قد أمدت الخلية بوسيلة تمكنها من تخزين الطاقة على هيئة أدينوسين ثلاثى الفوسفيت (ATP). هكذا فإن الطاقة المنطلقة فى أكسدة مركبات مثل الكربوهيدراتات، الدهنيات والبروتينات تستخدم فى حينها فى تكوين ATP من الأدينوسين ثنائى الفوسفيت والفوسفيت الغير عضوى (iP) الطاقة الكيميائية المنقولة إلى ATP يمكن استعمالها لتسيير تفاعلات تكوينية وينطلق من هذه العملية كل من (iP)، ADP. تسمى الرابطة التى تربط مجموعة الفوسفيت الأخيرة إلى ATP رابطة الطاقة العالية (~) high energy bond. هذه فى الحقيقة تسمية خاطئة لأنه هناك الكثير من الروابط لمركبات عضوية مختلفة موجودة فى الخلية والتى تحتوى على طاقة أكثر من الطاقة الموجودة فى رابطة ATP ذات الطاقة العالية. التسمية الأفضل ربما هى التى بإمكانها شرح مقدرة مجموعة الفوسفيت الأخيرة لـATP على أن تُنقَل بسهولة من مركب لآخر. بهذه الطريقة

تُنقَل الطاقة ومن المحتمل أن هذا هو ماأريد للتسمية «طاقة عالية» أن تعنيه فى البداية.

هناك إذاً مركب مرحلى (ATP) قادر على استلام طاقة من أحد التفاعلات ونقل هذه الطاقة لتسيير تفاعل آخر. هذا له مزاياه الواضحة للمنظومة الحية حيث أن ATP يمكن أن يتكون خلال أكسدة أنواع من المركبات ويمكن استعماله لتسيير تكوين أنواع أخرى من المركبات بعبارة أخرى، أكسدة مركب ما مثل الجليكوز بإمكانها إعطاء الطاقة، من خلال ATP، لتكوين عدد من مواد الخلية. على النقيض من الوقود المحروق فى محرك من صنع الانسان، حيث يُفقَد جزء كبير من الطاقة المنطلقة على هيئة حرارة، أكسدة المواد فى الخلية يرافقه فقدان بسيط نسبياً للطاقة. هذا راجع إلى الكفاءة العالية لمنظومة نقل طاقة الخلية بواسطة ATP. من المهم هنا أن نفهم أن الطاقة الحبيسة فى مركب حيوى ما يمكن أن يعاد نقلها. هكذا، فى منظومة ديناميكية ما، مثل الخلية الحية، الطاقة المخزنة للجليكوز قد توجد فى أحد الأوقات فى ATP وفى وقت آخر حبيسة فى روابط جزىء بروتين. شكل 8-1 يوضح مخطط يمثل الطريقة الدائرية التى يتكون فيها ATP ويتجزأ كمركب مرحلى بين التفاعلات المولدة للطاقة والتفاعلات المستهلكة لها.

انطلاق الطاقة Release of energy

خلال الثلاثين سنة الماضية تحسنت معرفتنا لمسالك أيض التنفس تحسناً هائلاً. المفاهيم التى تكونت من خلال البحوث الكيميائية الحيوية لكائنات عديدة مختلفة لم تترك إلّا القليل من الشك فى أن الخصائص الأساسية للتنفس واحدة فى معظم أشكال الحياة. تأكسد جزىء الجليكوز فى خلية الخميرة البسيطة يمر بنفس سلسلة التفاعلات التى يمر بها جزىء جليكوز مستقر فى ورقة شجرة الخشب الأحمر الضخمة. قطعاً هناك بعض الاختلافات ولكنها بسيطة ويمكن استبعادها من الصورة الكلية للتنفس كعملية حيوية ضرورية.

أهم خصائص التنفس هو انطلاق الطاقة الممكن استخدامها. النقاش التالى

سيحلل إلى حد ما مسالك الأيض المتنوعة المُشارِكة فى إطلاق هذه الطاقة. فى نقاشنا سنستعمل الكلمات أكسدة وإختزال عدّة مرات. ماذا يُعنى بهذه المصطلحات؟ فى أبسط معانيها الأكسدة تعنى تنحية الاكترونات من مركب ما، فى الخلية هذه العملية عادة مايصحبها تنحية للهيدروجين. على العكس من ذلك، اختزال مركب مايعنى اضافة الكترونات لهذا المركب، في الخلية هذا عادة مايكون مصحوباً بإضافة هيدروجين.

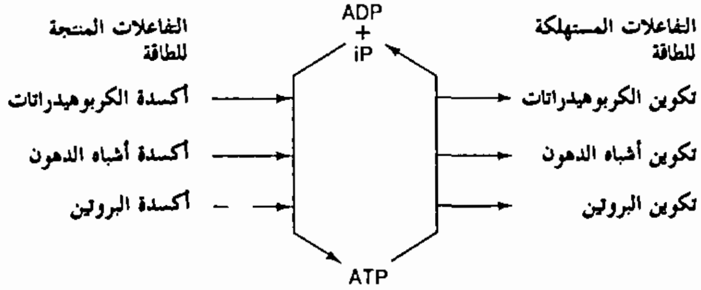
التحلل الجليكوزى Glycolysis

التحلل الجليكوزى هو اصطلاح يستعمل لشرح سلسلة التفاعلات المتتابعة التى تحدث فى أنواع متعددة من الأنسجة والتى تبدأ بسكر سداسى (عادة الجليكوز) وتنتهى بحامض البيروفيك pyruvic acid. يمكن كتابة المعادلة للتفاعل الكلى كالآتى:

$$4H + 2C_3H_4O_3 \leftarrow C_6H_{12}O_6$$

بيروفيت　　　　سكر سداسي

هذه المعادلة تدل ببساطة على أن جزىء واحد من الجليكوز يتحول إلى جزيئين من حامض البيروفيك. إلّا أنه كما سبق ذكره التحلل الجليكوزى ليس بالتفاعل ذو الخطوة الواحدة ولكنه سلسلة من التفاعلات المتداخلة جدّاً والتى تقود فى النهاية إلى البيروفيت. نقطة أخرى يجب التأكيد عليها هى أن تفاعلات التحلل



شكل 1-8 : ملخص تخطيطى لدور الـATP كمركب مرحلي ناقل للطاقة.

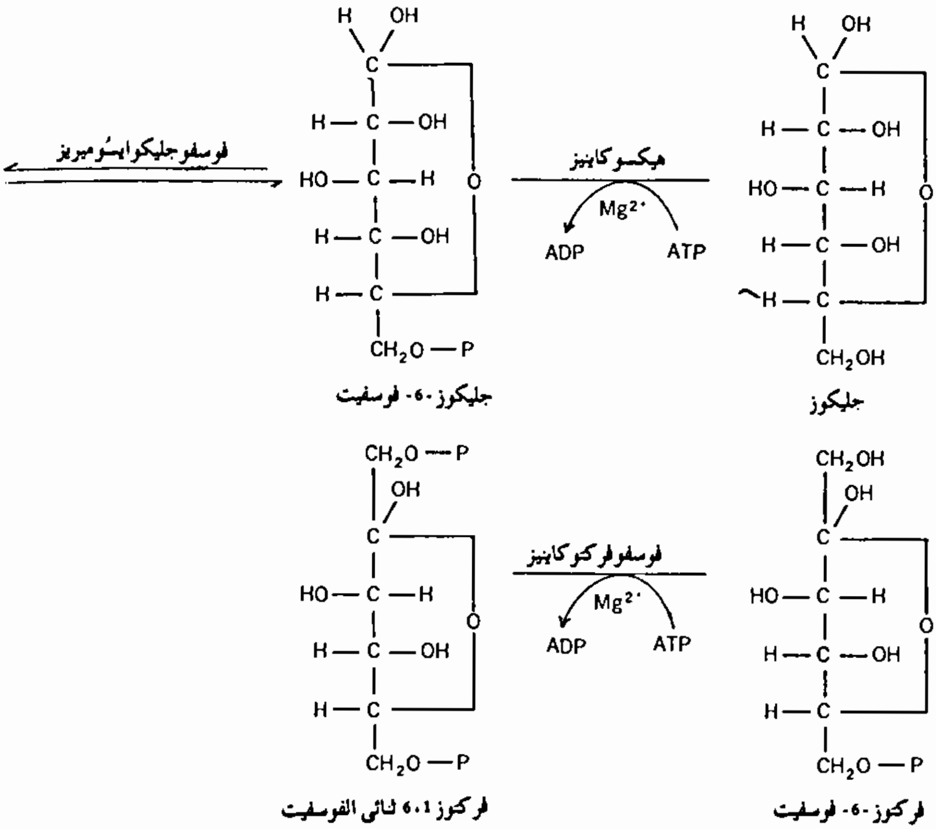
الجليكوزى تحدث فى السيتوبلازم ولا تحتاج لوجود الأكسجين.

يمكن تقسيم التحلل الجليكوزى إلى خطوتين رئيسيتين تحويل الجليكوز إلى فركتوز 1، 6 ثنائى الفوسفيت وإنقسام هذا المركب إلى مركبين ثلاثى الكربون. هذان المركبان يتحولان فى النهاية إلى حامض البيروفيك.

تحدث ثلاث تفاعلات أثناء تحول الجليكوز إلى فركتوز 1، 6 ثنائى الفوسفيت. أولاً فسفرت الكربون السادس للجليكوز فى وجود ATP والأنزيم هيكسوكاينيز hexokinase. التفاعل الموالى يشمل تحويل سكر ألدوز إلى سكر كيتوز. هذا التفاعل يُحفز بواسطة الأنزيم فوسفوجليكو أيسوميريز phosphoglucoisomerase ينتج عنه تحول جليكوز-6- فوسفيت إلى فركتوز-6- فوسفيت. بعد ذلك يتفسفر الكربون الأول للفركتوز فى وجود ATP والأنزيم فوسفوفركتوكاينيز phosphofructokinase نواتج هذا التفاعل هى فركتوز 1، 6 ثنائى الفوسفيت و ADP شكل (8-2).

الخطوة الرئيسية الثانية فى التحليل الجليكوزى تشمل انقسام الفركتوز 1، 6 ثنائى الفوسفيت إلى مركبين ثلاثى الكربون، 3-فوسفوجلايسيرالديهاد 3-phosphoglyceraldehyde ودايهدروكسى أسيتون فوسفيت dihydroxyacetonephosphate هذا التفاعل يحفزه الألدوليز والناتجان المتكونان يتحول أحدهما إلى الآخر وبالعكس. هذا يعنى وجود توازن بين المركبين ثلاثى الكربون يُحفزه الأنزيم فوسفوترايوز أيسوميريز phosphotriose isomerase. 3- فوسفوجلايسيرَالْدِيهايد يتحول إلى حامض الجليسرين 1،3- ثنائى الفوسفيت. هذا التفاعل ذو علاقة بإدخال أو إضافة فوسفيت غير عضوى إلى الكربون الأول لـ 3-فوسفوجلايسيرَالْديهاد واختزال +NAD. هذا التفاعل يحفزه انزيم فوسفوجلايسيرالديهاد ديهيدروجنيز phosphoglyceradlehyde dehydrogenase.

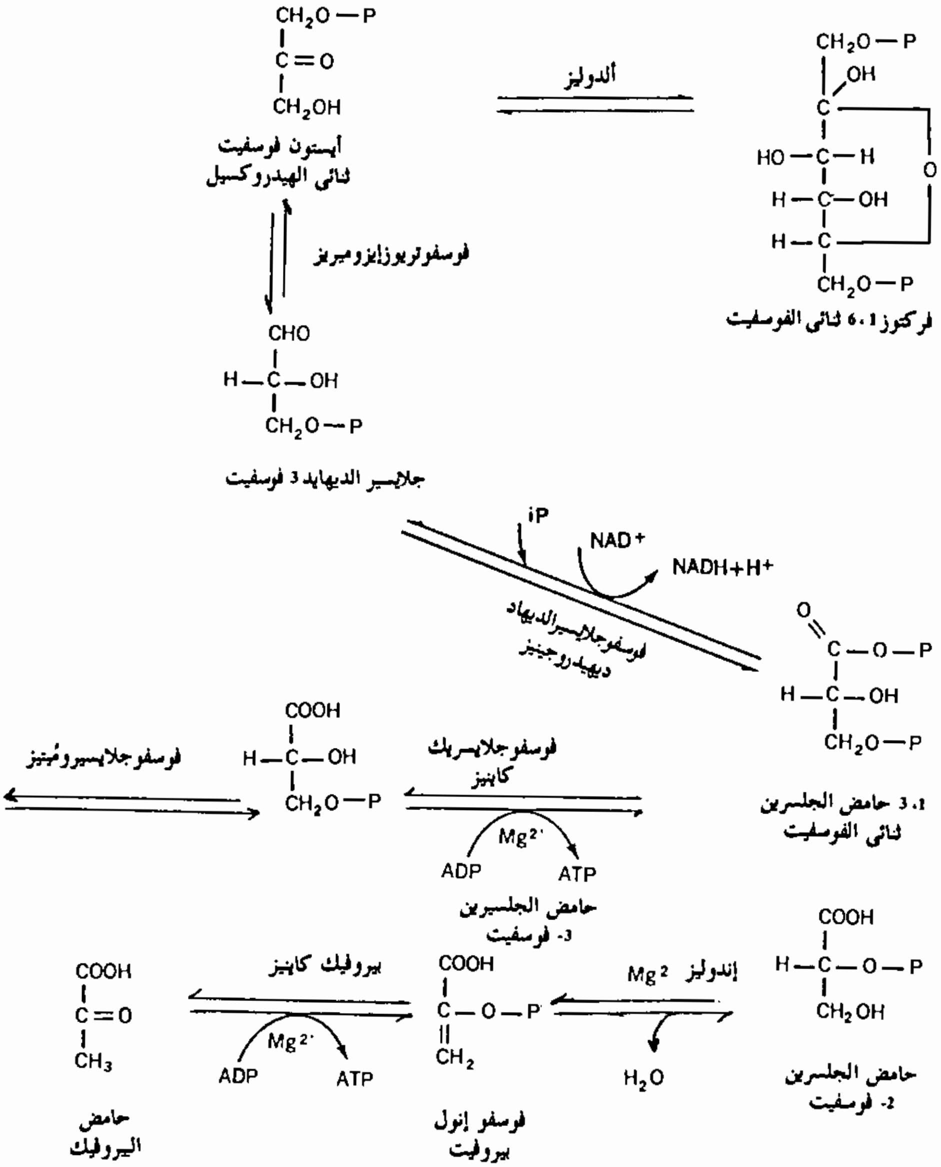
لاحظ أن استمرار تحول 3-فوسفوجلايسيرالديهاد إلى مركبات مرحلية للمسلك الجليكوزى يسبب تحول فى التوازن بين 3- فوسفوجلايسيرالديهايد والأستون فوسفيت ثنائى الهيدروكسيل. هكذا مع استمرار التحول إلى مركبات وسطية جليكوزية، يتحول المزيد من الأستون فوسفيت ثنائى الهيدروكسيل إلى 3- فوسفوجلايسرالديهايد.



شكل 8-2 : تحول الجليكوز إلى فركتوز 1 ، 6 ثنائي الفوسفيت

استهلاك الفوسفات الغير عضوى فى أكسدة 3- فوسفوجلايسيرالديهايد مهم للنبات، حيث أن هذا الفوسفات ذو علاقة بتكون ATP فى التفاعل الموالى فى السلسلة الجليكوزية. فى وجود ADP والأنزيم فوسفوجلايسيريك كاينيز، يتحول حامض الجلسرين 1،3- ثنائى الفوسفيت إلى حامض الجلسرين-3-فوسفيت ويتكون ATP. حامض الجلسرين 3-فوسفيت المتكون فى التفاعل المذكور يتحول إلى حامض جلسرين 2- فوسفيت نتيجة لفعالية الأنزيم فوسفوجَلَيْسِيرُومُيتيز phosphoglyceromutase. إزالة عناصر الماء dehydration من حامض الجلسرين 2- فوسفيت فى وجود الإنوليز enolase ينتج عنه تكون حامض فوسفو–إنول–بيروفيك. فى وجود ADP وبيروفيك كاينيز

يتحول حامض فوسفو-إنول-بيروفيك إلى حامض البيروفيك. فى هذا التفاعل حامض الفوسفوريك المُتَبقّى يُنْقَل إلـى ADP ليكـون ATP. التفاعـلات الجليكوزية التى نوقشت أعلاه مُبينة فى شكل 8-3.



شكل 8-3 : تحول فركتوز 1، 6 ثنائى الفوسفيت إلى بيروفيت.

دعنا الآن نرسم موازنة للتحلل الجليكوزى. فى المرحلة الأولى يتحول الجليكوز إلى فركتوز 1، 6- ثنائى الفوسفيت بدون كَسْب للطاقة. فى الحقيقة يُستهلك جزيئان من ATP مقابل استهلاك جزىء جليكوز.

جليكوز + 2ATP ← فركتوز 1، 6 ثنائى الفوسفيت + 2ADP

إلّا أنه فى المرحلة الثانية، تحول الفركتوز 1،6 إلى جزئى حامض بيروفيك، تتكون أربعة جزيئات ATP، إثنان لكل سكر ثلاثى منقسم عن فركتوز 1،6 ثنائى الفوسفيت. التفاعلات الآتية تبين تكون ATP.

حامض الجلسرين 1،3- ثنائى الفوسفيت + ADP ⇋ 3- حامض الجلسرين فوسفيت + ATP

فوسفو إنول بيروفيت + ADP ⇌ بيروفيت + ATP

إذا أخذنا فى الاعتبار المنهج الجليكوزى بأكمله فإن تحول جزىء من الجليكوز إلى جزئين من حامض البيروفيك ينتج عنه جزئيى ATP كمكسب صافٍ.

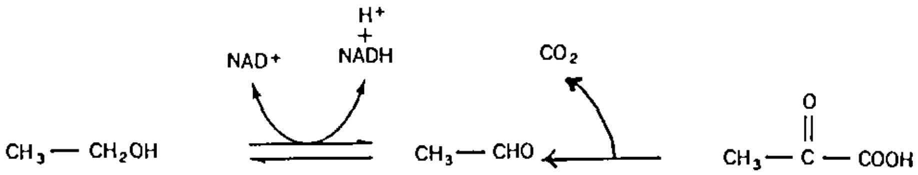
التخمر Fermentation

إجمالى تفاعل التخمر هو:

$$C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2CH_3-CH_2OH + 2CO_2$$

جليكوز ← ايثانول + ثانى أكسيد الكربون

هذا يعنى أن جزء من الجليكوز يتحول إلى جزئين من الأيثانول وجزئين من ثانى أكسيد الكربون. التخمر، مثل التحلل الجليكوزى، هو سلسلة متتابعة من التفاعلات تحدث فى غياب الأكسجين. فى الحقيقة هناك إختلافات بسيطة بين التحلل الجليكوزى وعملية التخمر وذلك لوجود معظم التفاعلات المرحلية فى كلا المسلكين.



ايثانول أسيتالديهايد بيروفيت

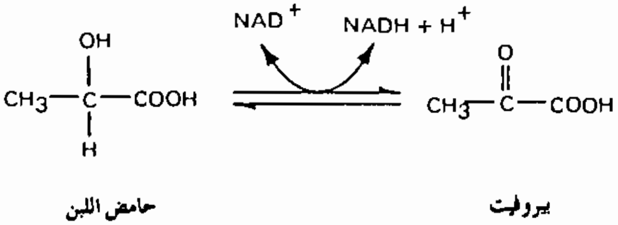
كما هو الحال فى التحلل الجليكوزى يتحول الجليكوز إلى بيروفيت خلال عملية التخمر. إلّا أنه فى عملية التخمر تتقدم العملية خطوة أخرى حيث يتحول البيروفيت إلى ايثانول وثانى أكسيد الكربون. الأنزيمات التى تحفز كل من الخطوتين سالفتى الذكر هما كاربوكسيليز carboxylase وديهيدروجنيز الكحول alcohol dehydrogenase. نظراً لعدم تكون ATP فى التفاعل وبقية عملية التخمر مطابقة للتحلل الجليكوزى فإن كل جزىء جليكوز يعطى جزيئان من ATP.

التخمر هو العملية الأساسية المنتجة للطاقة للكثير من الكائنات الدقيقة. تسمى الكائنات الدقيقة فى هذه الحالة اللاهوائيات anaerobes نظراً لقدرتهم على التواجد وتفتيت المركبات العضوية فى غياب الأكسجين. حقاً بعض هذه الكائنات تموت عند تعرضها لأى تركيز قيم من الأكسجين وفى هذه الحالة تسمى لاهوائيات اضطرارية obligate anaerobes. مثال لهذا النوع من الكائنات هو باسيلّاس بوتولينَسْ Bacillus botulinus.

من المحتمل أن الخميرة هى أحسن ماهو معروف من كائنات التخمر. لقد عرف الإنسان تحضير الكحول من خلال التخمر بواسطة الخميرة قبل بزوغ التاريخ المكتوب. لكن التقدم الحقيقى للتحليل الكيميائى الحيوى للتخمر لم يبدأ إلّا مع بداية القرن العشرين عندما وجد بَخْنَر Buchner أن عصارة الخميرة الخالية من الخلايا تستطيع تخمير الجليكوز (انظر فصل الأنزيمات). الخمائر لاهوائيات مُخيّرة facultative anaerobes هذا يعنى أنها تستطيع العيش فى وجود أو فى غياب الأكسجين.

بالرغم من أننا ذكرنا فقط الأيثانول وثانى أكسيد الكربون كنواتج جانبية

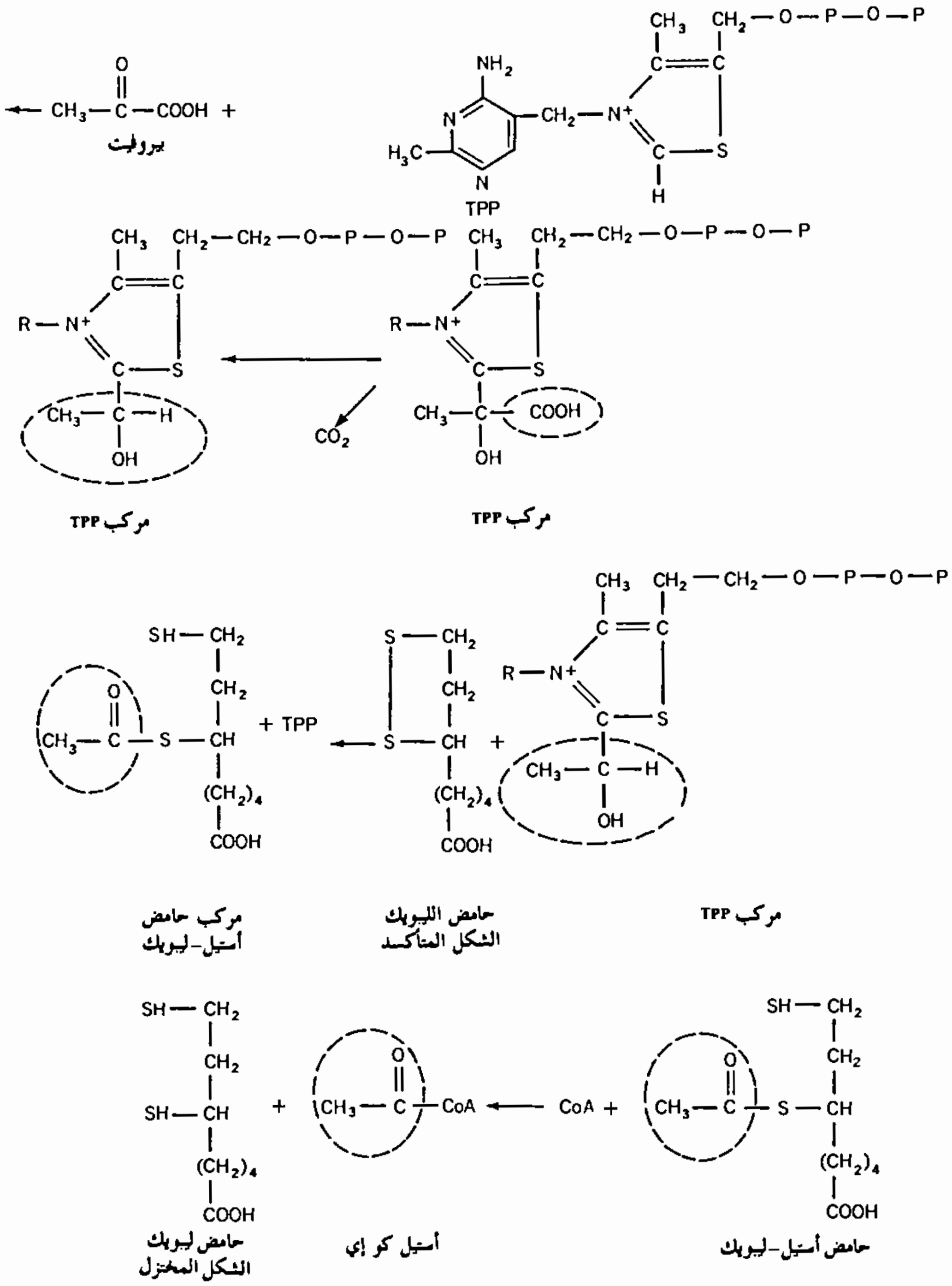
للتخمر على المرء أن يأخذ فى الاعتبار أنه توجد مركبات أخرى يمكن تكونها خلال هذه العلمية. على سبيل المثال حامض اللبن lactic acid هو ناتـج جانبـى لتخمر الجليكوز بواسطة بكتيريا حامض اللبن. أحسن مايُعرّف هذه العملية هو طعم اللبن الحامض. في تخمر حامض اللبن البروفيت يكون حامض اللبن بدلاً من الايثانول. الأنزيم الذى يحفز هذا التفاعل هو ديهيدروجينيز حامض اللبن lactic acid dehydrogenase.

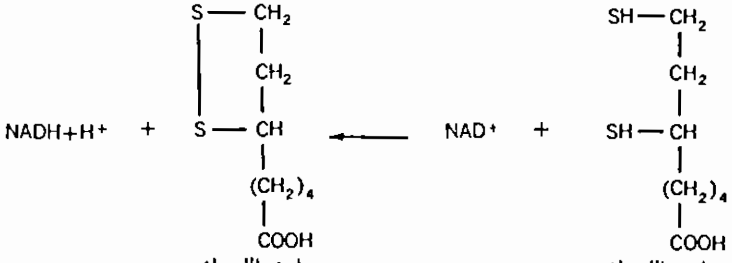


مايجب ذكره هنا هو أن كل من ناتجى التخمر، الايثانول وحـامض اللبـن مازالا يحتفظان بمقدار قيم من الطاقة الحبيسة داخل هذين المركبين. النبـات لايستفيد من هذه الطاقة الغير محررة وهذا يبين أن التنفس اللاهوائى، وهو التسمية التى تطلق على التخمر فى بعض الأحيان، هى عملية غير كفوءة نسبياً.

تكوين أستيل كوإنزايم أى Formation of acetyl coenzyme A

سبق وأن بينا أن تفتيت الكربوهيدراتات تحت الظروف اللاهوائية يتقدم عن طريق التحلل الجليكوزى إلى حامض البيروفيك. حامض البيروفـيك إذا يمثـل إنتهاء المنهج الجليكوزى. غير أنـه فى حالـة وجـود مايكفـى من الأكسجيـن تحدث تنحية لكربون حامض البيروفيك بالتأكسد ويتكون نتيجة لذلك أستيل كوإنزايم أى. هذا التفاعل معقد جدّاً ويتطلب وجود مالا يقل عن خمس عوامل مرافقة أساسيـة وتركيبـة من الإنزيمـات (15،14،9). العوامـل المرافقـة الخـمسة اللازمة لتكوين ناجح للأستيل كوإنزايم أى هى ثيامين بيروفوسفيت thiamine pyrophosphate (TPP)، أيونـات الماغنسيـوم، NAD^+، كوإنزايـم أى (CoA)، وحامض الليبويك lipoic acid. اقترح جانسَالَسْ Gunsalus (9) أن أستيل كوإنزايم أى يتكون من حامض البيروفيك فى أربع خطوات (انظر التفاعلات التالية).


بيروفيت
TPP
مركب TPP
مركب TPP
مركب حامض
أستيل-ليوبك
حامض الليوبك
الشكل المتأكسد
مركب TPP
حامض ليوبك
الشكل المختزل
أستيل كو إي
حامض أستيل-ليوبك



فى الخطوة الأولى يتكون مركب من TPP والبيروفيت يتبعه تفتت كربونى للبيروفيت. فى الخطوة الثانية تتفاعل وحدة الإسيتالديهايد المتبقية بعد التفتت الكربونى مع العامل المرافق حامض الليبويك وينتج عن ذلك مركب من حامض الليبويك والأستيل. فى التفاعل يختزل حامض الليبويك ويتأكسد الاسيتالديهايد إلى حامض. الحامض المتكون حديثاً يكون ثايوإستر thioester مع حامض الليبويك.

فى الخطوة الثالثة تتحرر مجموعة الأستيل من حامض الليبويك وتتحد مع CoA. نواتج هذا التفاعل هى أستيل كوإى وحامض الليبويك المختزل.

فى الخطوة الأخيرة يعاد توليد حامض الليبويك المتأكسد بواسطة إنتقال إلكترونات من حامض الليبويك المختزل إلى NAD^+. هذا التفاعل الأخير مهم لكونه يسمح باستمرار توفير حامض الليبويك المتأكسد اللازم لتكوين أستيل كوإى من حامض البيروفيك. بالاضافة الإلكترونان الإثنان المنقولان إلى NAD^+ ليكونا $NADH + H^+$ يمران حتماً عبر منظومة نقل الإلكترون (نقاش لاحق) وينتج عن ذلك تكوين ثلاث جزئيات ATP.

يمكن تلخيص الخطوات الأربعة المذكورة أعلاه والمبينة على الصفحات السابقة فى التفاعل الآتى:

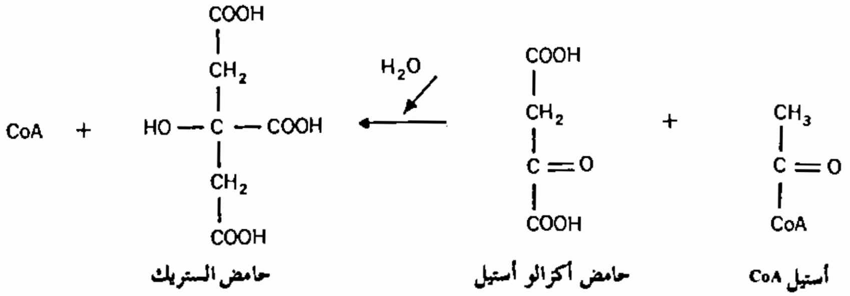
$$\text{NADH} + H^+ + CO_2 + \text{CoA} \text{ أستيل} \leftarrow \text{NAD}^+ + \text{CoA} + \text{ بيروفيت}$$

حيث أن TPP وحامض الليبويك يعادان إلى حالتهما الأصلية خلال تسلسل التفاعلات فلقد أخرجا من هذه المعادلة الموجزة.

حلقة كريبس Krebs cycle

فيما مضى عرفنا السبب فى عدم الكفاءة النسبية للتحلل الجليكوزى والتخمر وذلك بالنسبة إلى الطاقة المنطلقة. غير أنه تحت الظروف الهوائية يتعرض البيروفيت، الناتج النهائى للتحلل الجليكوزى، للتجزء الكربونى ويكون أستيل كوإى مع كوإى. استيل CoA هو «حلقة الوصل» بين التحلل الجليكوزى وحلقة كريبس (حلقة الحامض ثلاثى الكربون أو حلقة حامض الستريك). هذه التسمية ترجع إلى الخاصية الحلقية التى يعاد فيها توليد أوكزال أستيت وهو المركب الذى يبدأ به التفاعل. الحلقة سميت باسم عالم الكيمياء الحيوية الانجليزى إتش. إى. كريبس H.A. Krebs والـذى لعب دوراً رئيسيـاً فى اكتشافها. بواسطة حلقة كريبس ومنظومة نقل الإلكترون يتأكسد البيروفيت إلى CO_2 و H_2O. وهكذا فإن الأكسدة التامة للجليكوز وتحوله إلى CO_2 و H_2O قد تحدث نتيجة للتحلل الجليكوزى، حلقة كريبس ومنظومة نقل الإلكترون. من خلال ارتباطه مع منظومة نقل الإلكترون، أكسدة حلقة كريبس يمكن أن ينتج عنها 24 جزىء ATP. هكذا فإنه بالنسبة لانطلاق الطاقة حلقة كريبس أكثر كفاءة من التحلل الجليكوزى أو التخمر. تفاعلات حلقة كريبس ومنظومة نقل الإلكترون تحتاج لوجود الأكسجين ومحصورة فى الميتوكوندريا.

تكوين حامض الستريك Formation of citric acid : أول تفاعلات حلقة كريبس هو تكثيف أستيل CoA مع حامض أكزال أستيك لتكوين حامض الستريك وانطلاق CoA. نتيجة هذا التفاعل والمحفز بأنزيم مُكثِف هو أن حامض رباعى الكربون



ثنائى المجموعة الحامضية «ثنائى الكربوكسيل» يتحول إلى حامض سداسى الكربون ثلاثى المجموعة الحامضية «ثلاثى الكربوكسيل».

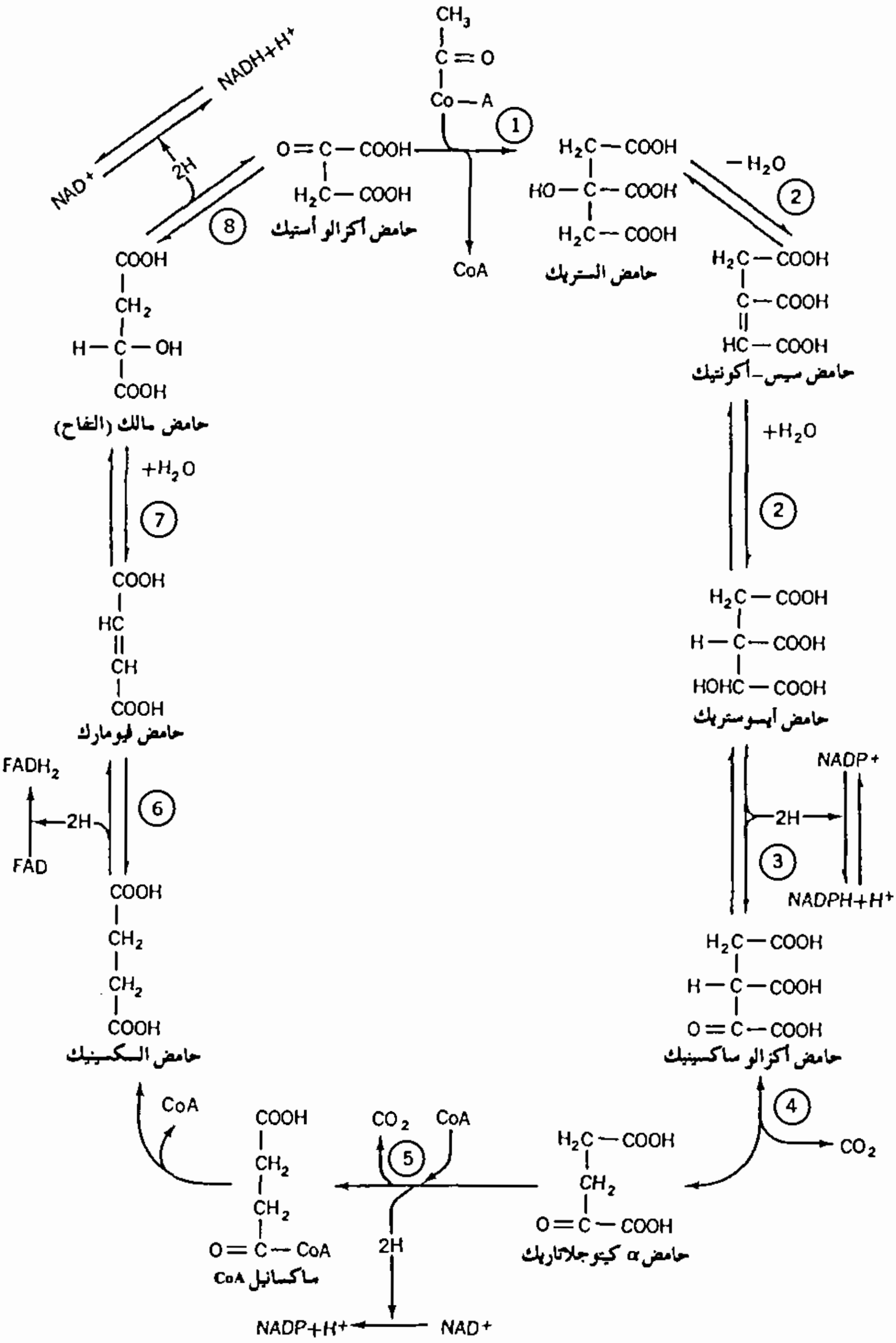
أعادة توليد حامض أوكزالوأستيك Regeneration of oxaloacetic acid : من خلال سلسلة من التفاعلات تشمل أربع خُطوات تأكسد وثلاث جزيئات من H_2O (جزىء ماء يستخدم فى تفاعل التكثيف) يعاد توليد حامض أكزالوأستيك من حامض الستريك. فى هذه العملية يُنتج جزئين من CO_2 وثمانى ذرات H . التفاعلات التى تقود إلى توليد حامض أكزالوأستيك من حامض الستريك مبينة فى شكل 8-4.

يعتقد أن التحولات الداخلية العكسية للثلاثة أحماض الأولية لحلقة كريبس-حامض الستريك، حاض سيس أكونتيك، حامض أيسوستريك تحفز بنفس الأنزيم أكونتيز. فى أول التفاعلات يُنحّى الماء من حامض الستريك ليكون حامض سيس أكونتيك. فى التفاعل الثانى يضاف الماء إلى حامض سيس أكونتيك وَيَنْتُجُ حامض أيسو ستريك.

فى وجود ديهيدروجينيز حامض أيسوستريك و $NADP^+$، يتحول حامض أيسوستريك إلى حامض أكزالوسكسنيك. هٰذا هو أول تأكسد فى حلقة كريبس. إثنان من أيونات الهيدروجين وإثنان من الإلكترونات يُحوّلان من حامض أيسوستريك حيث يلتقطهم الإنزيم المرافق $NADP^+$ ليكون ADPH + H. فى التفاعل الموالى فى حلقة كريبس تُنحّى مجموعة كاربوكسيل من حامض أكزالو سكسنيك ويتكون حامض α كيتوجلوتاريك. هذا التفاعل يحفزه كاربو إكسيليز. حامض α كيتو جلوتاريك مركب رئيسى فى أيض النبات، وليس فقط لعلاقته بأيض الكربوهيدراتات وأشباه الدهون ولكن أيضاً لقيامه بدور مهم فى تكوين وتفتيت الأحماض الأمينية.

أكسدة حامض α-كيتوجلوتاريك ربّما تعتبر مماثلة لأكسدة حامض البيروفيك. الأمر يتطلب ثيامين بيرو فوسفيت للإزالة الأولية لمجموعة

شكل 8-4 : نواتج وتفاعلات حلقة كريبس. الأنزيمات كما هى مرقمة فى التفاعلات هى (1) أنزيم تكثيف (2) أكونايتيز (3) ديهيدروجنيز حامض الأيسوستريك (4) كاربوكسليز (5) ديهيدروجنيز α كيتوجلوتاريك (6) ديهيدروجينيز سكسنيك (7) فيوماريز و(8) ديهيدروجنيز.


حامض أكزالو أستيك
حامض الستريك
حامض سيس-أكونتيك
حامض أيسوستريك
حامض أكزالو ساكسينيك
حامض α كيتوجلاتاريك
ساكسانيل CoA
حامض السكسينيك
حامض فيومارك
حامض مالك (التفاح)
CoA
NADH+H+
NAD+
2H
−H2O
+H2O
NADP+
NADPH+H+
CO2
NADP+H+
FADH2
FAD

الكاربوكسيل ويتكون مركب من سكسينيك سيمى ألداهايد مع حامض الليبويك المتأكسد. يُنْقل جزء السكسنيل هذا المركب إلى CoA مكوناً سكسنيك CoA وحامض الليبويك المختزل. حامض الليبويك المختزل تعاد أكسدته بواسطة أنزيم حاوٍ على NAD، فى العملية يختزل NAD. الأنزيمات المعقّدة المحفّزة لهذه السلسلة من التفاعلات تسمى فى مجموعها ديهيدروجينيز α كيتوجلوتاريك. هذا التفاعل الأخير يمثل أيضاً خطوة التأكسد الثانية فى الحلقة. الطاقة الحبيسة داخل الثيوإستر، سكسنيل CoA، يمكن أن تنطلق فى التفاعل التالى لتكون رابطة بيروفوسفيت غنية بالطاقة. وهكذا فى وجود جونوسين ثنائى الفوسفيت (GDP) والفوسفيت الغير عضوى يتحول سكسنيك CoA إلى حامض السكسنيك ويتكون جونوسين ثلاثى الفوسفيت (GTP).

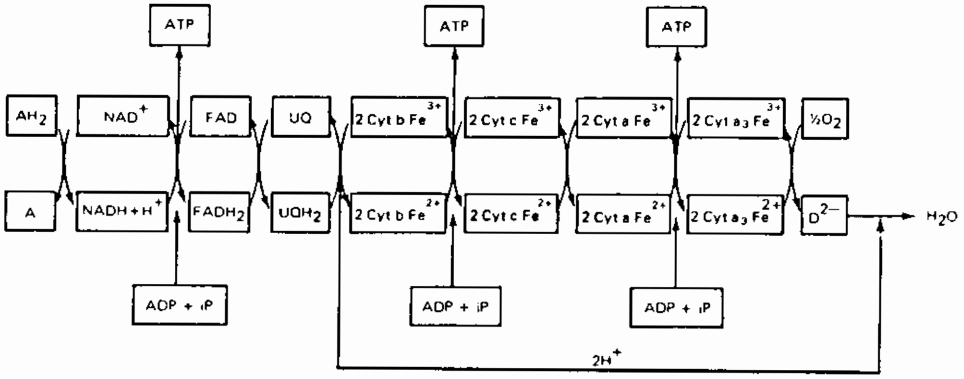
أكسدة حامض سكسنيك ليكون حامض فيومارك ملفت للإنتباه، حيث أنها الأكسدة الوحيدة فى حلقة كريس التى لايستخدم فيها بيوريدين نيكليوتايد. بدلاً من ذلك يُنحّى ديهدروجينيز فيريفليفوبروتين سكسنيك الهيدروجين من حامض السكسينيك. مع ذلك إثنان من أيونات الهيدروجين وإثنان من الإلكترونات التى تمت تنحيتهم من حامض السكسينيك تستخدم فى اختزال مجموعة الفليفين الفعالة، فليفين أدينين ثنائى النيكليوتايد (FAD)، لإنزيم ديهيدروجينيز سكسينيك. أكسدة حامض السكسينيك تحدث فى الخطوة الثالثة لأكسدة حلقة كريس. ناتج هذا التفاعل هو حامض فُيومَارِك الذى يتميأ فى وجود فيوماريز ليكون حامض مَالِكْ.

فى الخطوة الرابعة لأُكسدة حلقة كريس يتحول حامض مالك إلى حامض أكزالوأستيك فى وجود ديهيدروجينيز مالك. فى هذه العملية يختزل NAD مكوناً NADH + H. وهكذا تكتمل الحلقة بإعادة توليد حامض أكزالوأستيك. فى خطوات الأكسدة الأربع يتم تنحية أربع أزواج من أيونات H وأربعة أزواج من الإلكترونات من المركبات المرحلية للحلقة. ثلاثة أزواج من أيونات الهيدروجين تستخدم فى إختزال ثلاث بيرودين نيكليوتايد. الزوج المتبقى من أيونات الهيدروجين ومن الإلكترونات تستخدم فى إختزال المجموعة FAD الفعالة لديهيدروجينيز السكسنيك.

منظومة نقل الالكترون Electron transport system

فى كائنات التنفس الهوائى ارتباط أنزيمات حلقة كريبس مع أنزيمات منظومة نقل الإلكترون ضرورى. من خلال هذا الإرتباط تتأكسد نيكليوتايدات البيرودين (NADP و NAD) و FAD التى أختزلت فى حلقة كريبس. الطاقة المنطلقة فى هذه التأكسدات تستعمل فى تكوين ATP.

منظومة نقل الإلكترون تحتوى على سلسلة متتابعة من أنزيمات السيتوكروم القادرة على تحرير الإلكترونات من مركب لآخر. الإلكترونات الملتَقَطَة بواسطة (NADP، NAD، FAD) القابلة للهيدروجين خلال خطوات الأكسدة فى التنفس تنقل فى نهاية المطاف إلى منظومة نقل الإلكترون، حيث تمرر عبر سلسلة من الأنزيمات. ماهو أكثر أهمية للخلية الحيّة حقيقة أن مع كل خطوة من هٰذه المنظومة ينقص منسوب طاقة الإلكترون، فرق الطاقة ينقل إلى طاقة رابطة الفوسفيت بتحويل ADP إلى ATP. يوضح الشكل 5-8 مخطط يمثل منظومة نقل الإلكترون. فى شكل 5-8، لاحظ أن أيونات الهيدروجين تُطلق فى السيتوبلازم خلال إعادة أكسدة يوبى كوينون (UQ) المختزل. الإلكترونات فقط تمرر عبر سلسلة أنزيمات السيتوكروم. بعض البحاث يعتقد أن مساهمة (UQ) فى المسلك الرئيسى لنقل الإلكترون لم تتم برهنته بالكامل بعد. إلّا أن

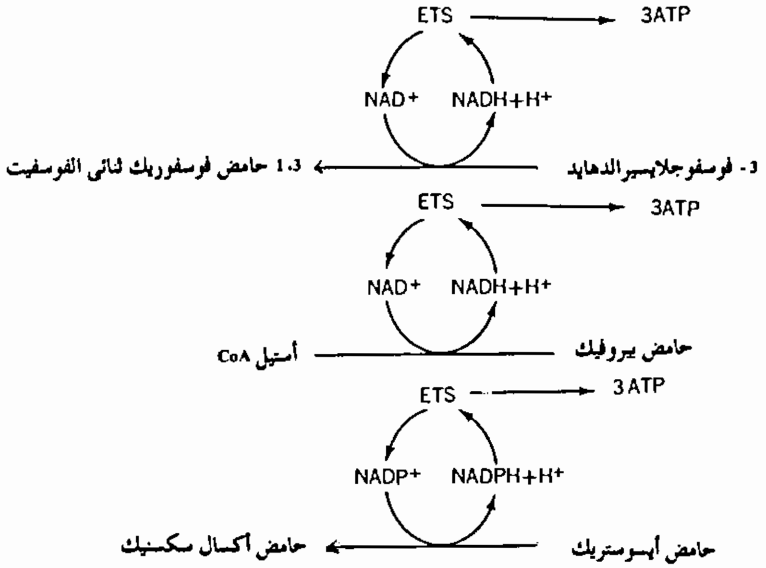


شكل 5-8 : منظومة نقل الإلكترون. تأكسد مركب مرحلي لحلقة كريبس يطلق ذراتا هيدروجين. إلكترونا ذرتي الهيدروجين تُمرر عبر سلسلة متتابعة لأنزيمات السيتوكروم إلى الأكسجين. يتكون ثلاث جزيئات من ATP لكل زوج من الإلكترونات يُمرّر عبر هذه المنظومة.

وجود UQ فى ميتوكوندريا النباتات الراقية وقدرته على أكسدة $FADH_2$ وإعادة أكسدته بدوره بواسطة سيتوكروم ب، تبرهن بقوة على مساهمته فى منظومة نقل الإلكترون (8).

بمزيد من الدراسة للشكل 5-8 يتضح أنه لكل زوج من الإلكترونات يُمرّر عبر هذه المنظومة يتكون ثلاثة ATP. تكوين ATP يحدث خلال أكسدة $NADH_2$، أكسدة إثنان من السيتوكروم ب، وأكسدة إثنان من السيتوكروم آ. عند أدنى مستوى لطاقتهم تمرّر الإلكترونات إلى الأكسجين من سيتوكرومات آ المختزلة وبذلك يُنشّط الأكسجين. فى هذه الحالة يتقبل الأكسجين أيونات الهيدروجين الحرّة ويتكون الماء.

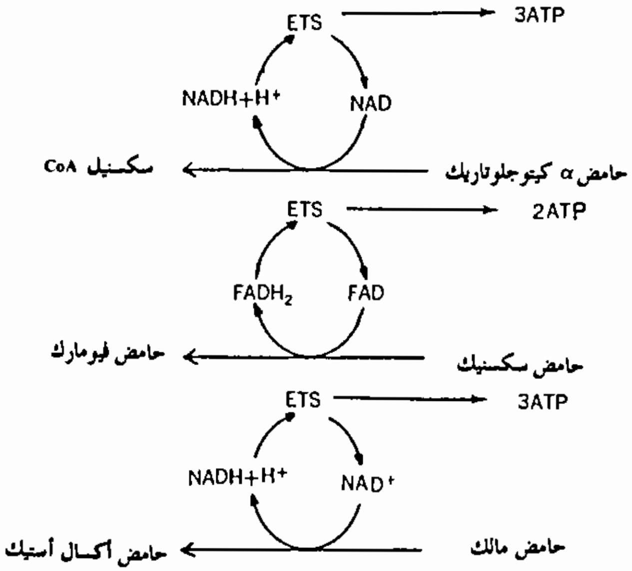
إذا أخذنا فى الاعتبار الأكسدة التامة للجليكوز إلى CO_2، H_2O سيتضح أن هناك 38 ATP كمكسب صاف. دعنا نتحقق من هذا بتفاصيل أكثر بقليل. باستثناء أكسدة حامض السكسينيك المكونة لحامض الفيوماريك، والتى تتميز بتكوين إثنان من ATP، كل التفاعلات التالية للتحلل الجليكوزى وحلقة كريبس ينتج عنه ثلاث ATP. واضح من هذه التفاعلات الستة أنه عند أكسدة جزء من الجليكوز متكون من ثلاث كربونات إلى CO_2، H_2O ينتُج 17 ATP. حيث أنه



يوجد إثنان من هذه الأجزاء فإن مجموع ATP هو 34. كما ذكرنا سابقاً هناك إكتساب لجزئين ATP فى التحلل الجليكوزى وبذلك يكون الرقم المذكور أعلاه 36 ATP تتكون خلال أكسدة الجليكوز.

يجب علينا أيضاً أن نأخذ فى الاعتبار تكوين GTP أثناء تحول سكسينيك CoA إلى حامض سكسينيك. حيث أن نقل الفوسفيت يمكن أن يحدث من GTP إلى ADP، ATP واحد يمكن إكتسابه من هذا التفاعل:

$$ATP + GDP \leftrightharpoons ADP + GTP$$

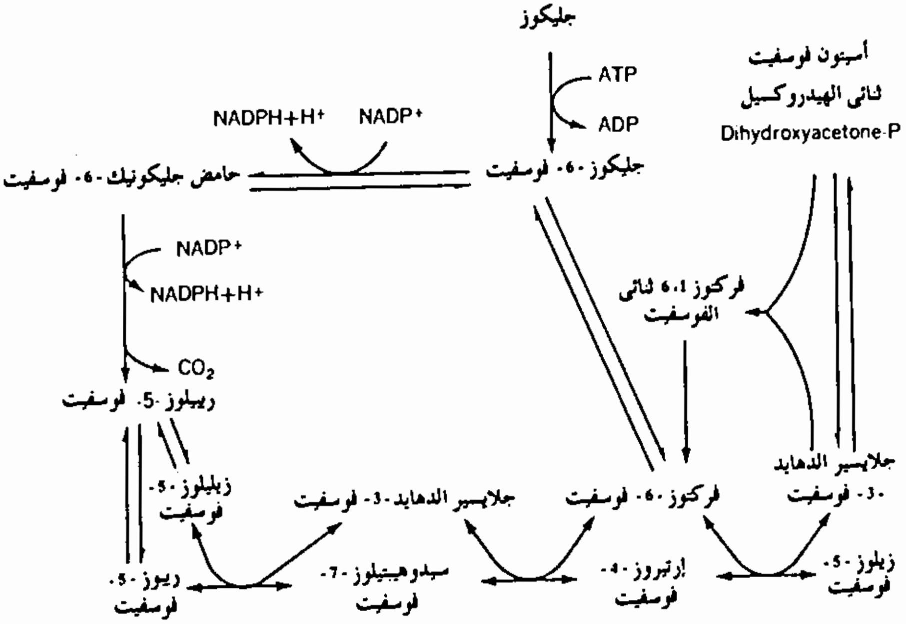


بهذا يكون المجموع 38 ATP للأكسدة التامة للجليكوز.

تحول السكريات السداسية أحادية الفوسفيت Hexose monophosphate shunt

بالرغم من أن المسلك الرئيسى للتنفس الهوائى للجليكوز هو من خلال التحلل الجليكوزى وحلقة كريبس. يوجد فى كثير من الكائنات مسلك بديل. هذا المسلك والذى يتطلب وجود الأكسجين يسمى «تحول السكر السداسى

أحادى الفوسفيت» (فى بعض الأحيان يسمى مسلك التأكسد المباشر أو تحول السكر الخماسى أحادى الفوسفيت) (شكل 8-6). فى شكل 8-6 لاحظ أن NADP المختزل يتكون فى التفاعلات المكونة لحامض جليكونيك 6- فوسفيت والرايبيلوز-5- فوسفيت، إذا تأكسد وزن مكافىء لجزىء جليكوز إلى CO_2 و H_2O عبر هذا المسلك الحلقى (ست دورات للحلقة) عندها سيتكون 12 جزىء NADP مختزل. فى وجود الأنزيم ترانس ديهيدروجينيز هيدروجينات NADPH يمكن نقلها إلى NAD ليتكون NADH آخذين هذا فى الاعتبار باستطاعتنا أن نرى كيف أن تكوين 12 جزىء NADP مختزل عبر تحول السكر السداسي أحادى الفوسفيت يمكن أن يقود فى النهاية إلى تكوين 36 جزىء ATP. وهكذا فإن الاحتفاظ بالطاقة المنطلقة فى أكسدة الجليكوز عبر هذا المسلك تكاد تكون فى نفس مستوى كفاءة التحلل الجليكوزى وحلقة كريبس. بالإضافة إلى ذلك فإن المركبات الوسطية خماسية الكربون لتحول السكر السداسى أحادى الفوسفيت مهمة فى تكوين الأحماض النووية.



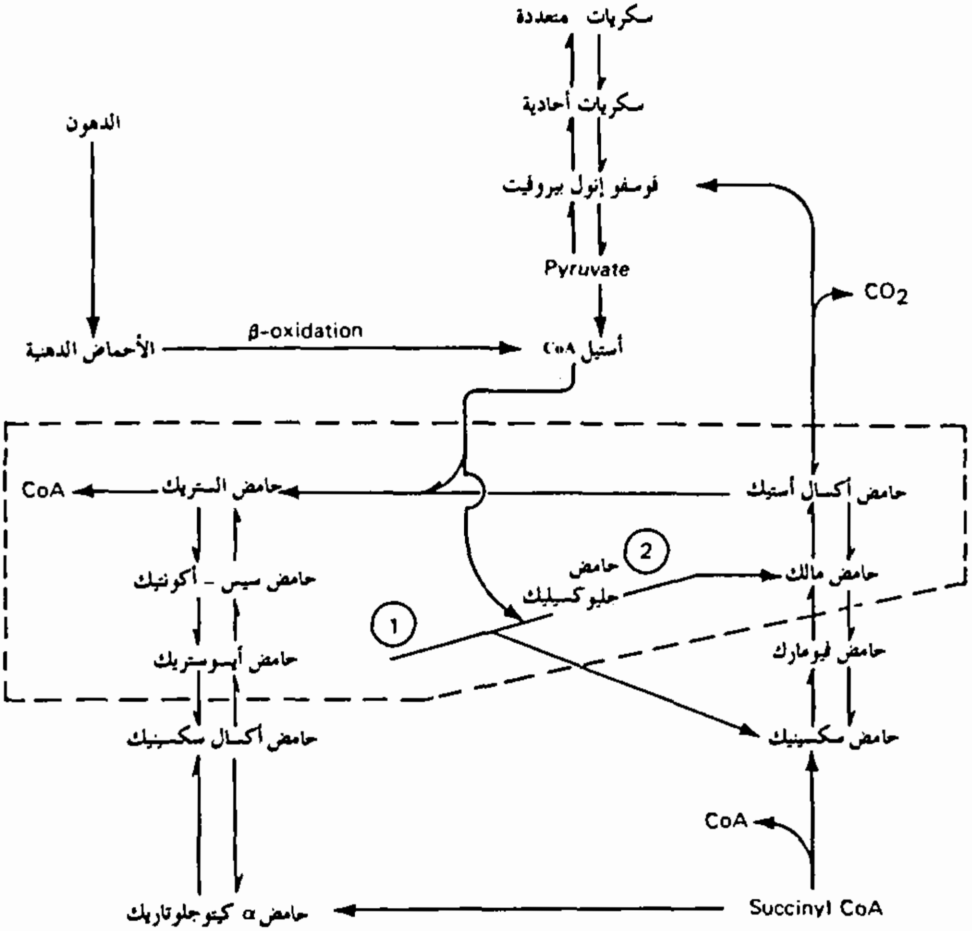
شكل 8-6 : تحول السكريات السداسية أحادية الفوسفيت.

حلقة الجليوكسيليت Glyoxylate cycle

البذور المكتنزة بالدهون لها القدرة، خلال إنباتها، على تحول الدهون المخزنة إلى كربوهيدراتات. ميكانيكية هذا التحول لم تكن معروفة قبل أن يكتشف كل من كورنبيرج وكريبس Korenberg and Krebs (16) حلقة الجليوكسيليت في بكتريا بسيدوموناد pseudomonad. بعد ذلك وجدت الحلقة في جليوكسى سومات glyoxysomes البذور المكتنزة بالدهون أثناء إنباتها. يظهر أن هذه الحلقة لاتوجد في البذور التي تخزن النشأ أكثر من تخزينها للدهون؛ في الحقيقة فعالية حلقة جليوكسيليت، أثناء أنبات البذور، تتوقف حالما يستهلك المخزون الدهنى.

الإنزيمان المهمان فى حلقة الجليوكسيليت هما أيسوستريز isocitratase وماليت سينتيتيز malate synthetase الأيسوستريز يحفز تحول أيسو ستريت إلى سكسنيت وجليوكسيليت والماليت سينتيتيز يحفز تكثيف أستيل CoA مع جليكوليت ليكون ماليت. فى وجود هذان الأنزيمان الأستيل CoA الذى يدخل حلقة كريبس لا يتأكسد كلية إلى CO_2، H_2O. بدلاً من ذلك يتم تخطى مرحلتين يتم فيهما تنحية مجموعتي كاربوكسيل (شكل 8-7).

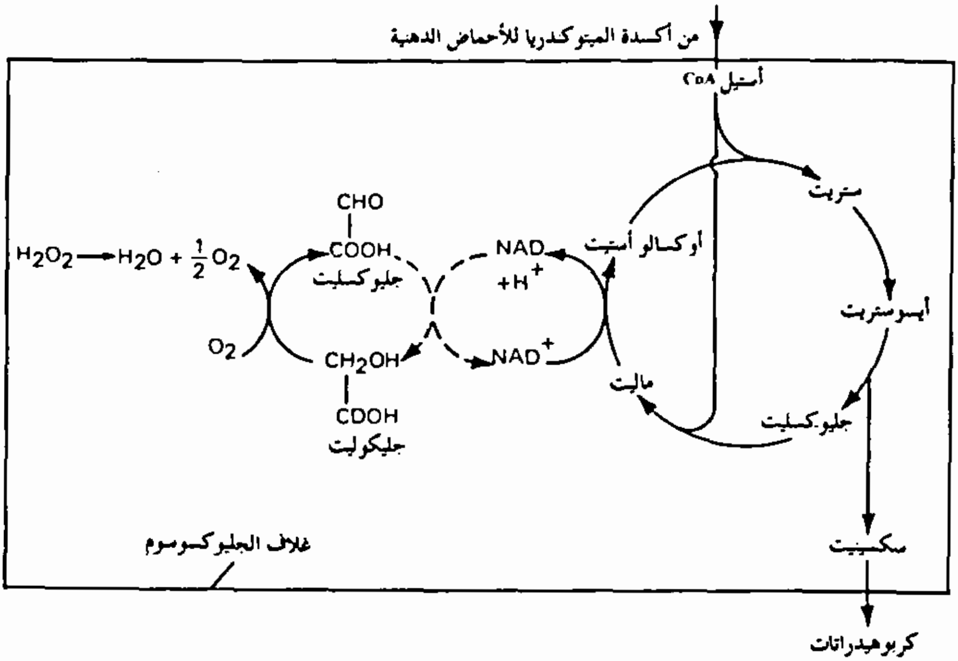
الأهمية الواضحة لحلقة الجليوكسيليت هى أنها تسمح بتحويل بقايا الأستيل من احتياطيات الدهون إلى كربوهيدراتات. غياب ديهيدروجينيز السكسينيك، فيوماريز، أكساديز NADH والسيتوكرومات مع وجود كل أنزيمات حلقة كريبس فى الجليكوسومات تدل على أن الأستيل CoA الذى ينتجه أيض الأحماض الدهنية فى الميتوكوندريا يتحول في الجليكوسومات إلى سكسينيت كما هو موضح فى شكل 8-8 (6). يعتقد أن السكسينيت يُحول بعد ذلك إلى الفوسفوإنول بيروفيت عبر تراجع التحلل الجليكوزى. هذا الاعتقاد لا يوجد مايؤيّده بعد. تحول أكسالو أستيت إلى السكريات لايحدث فى الجليكوسى سومات لغياب الأنزيمات الضرورية، ولا يعرف بالضبط فى أى مكان فى الخلية تحدث هذه التفاعلات.



شكل 7-8 : تحويل الدهون المخزنة إلى كربوهيدراتات في البذرة أثناء الانبات عبر حلقة جليوكسيليت. الأنزيمان الفريدان من نوعهما بالنسبة لحلقة جليوكسيليت هما 1-أيسوستريز و 2-ماليت سينتيتيز. الحلقة المبينة بالخط المتقطّع.

قياس التنفس Measurment of respiration

معظم الطرق التى تقيس معدلات التنفس تقيس كمية CO_2 المنطلق أو الأكسجين الممتص. أحد الطرق البسيطة جدّاً يتم فيها تجميع CO_2 المنتج فى محلول من هيدروكسيد الباريوم $Ba(OH)_2$ ومن ثم وزن كربونات الباريوم $BaCO_3$ المتكونة. قياس آخر لهذه الطريقة هو أن يمتص CO_2 بواسطة NaOH بدلاً من $Ba(OH)_2$ وإيجاد مقدار CO_2 الممتص بالمعيارة. إلّا أنه معظم قياسات

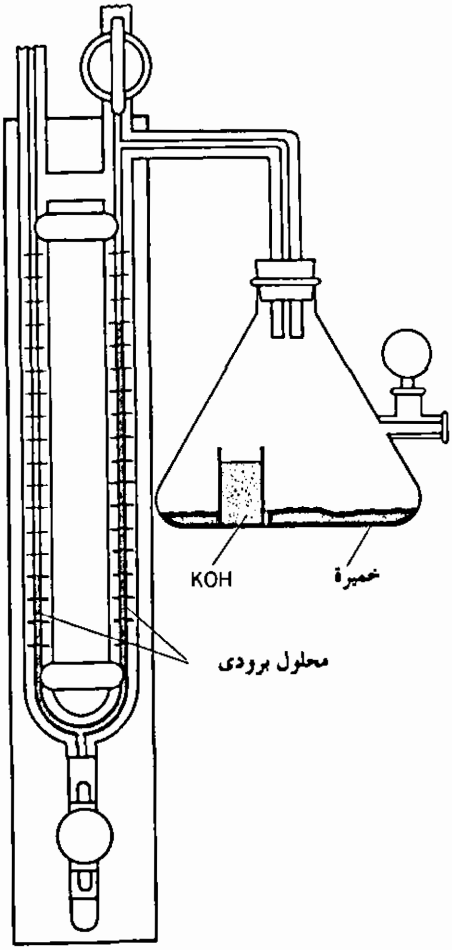


شكل 8-8 : حلقة الجليوكسيليت في الجليوكسوسوم.

(From T.W. Goodwin and E.I. Mercer. 1972. Introduction to plant biochemistry. New York: Pergamon Press.)

معدّلات التنفس تستخدم مقياس الضغط وذلك بقياس التغيرات التى تحدث فى ضغط الغاز فى منظومة مغلقة. عموماً يُستخدم مقياس ضغط يسمى جهاز واربرج Warburg apparatus لمثل هذا النوع من القياسات. التغيرات فى ضغط الغاز التى سببها مادّة حية (بذور، أنسجة إلخ) يمكن قياسها بمشاهدة إرتفاع أو إنخفاض سائل ما (محلول برودى Brodie's solution) فى أنابيب مدرّجة لمقياس ضغط manometer. حيث أن منظومة مغلقة تستعمل فى ايجاد قياسات الضغط الناتجة عن تغيرات الغاز، السبب الوحيد لارتفاع أو هبوط محلول برودى فى الأنبوب هو النسيج الحيى الموضوع داخل الجهاز. رسم تخطيطى لمقياس واربرج للضغط موضح فى شكل 8-9.

مزايا جهاز واربرج تكمن فى كونه حساس ومرن. ويُمْكّن بواسطته قياس تنفس العديد من الأنسجة المتنوعة العوامل الخارجية التى ربّما تؤثّر على معدّل التنفس يمكن التحكم فيها بسهولة ويمكن قياسها إذا مارغب الباحث فى ذلك.



شكل 8-9 : رسم تخطيطي يبين استعمال مقياس واربرج للضغط لقياس التنفس في الخميرة.

بالإضافة الذراع الجانبية لذراع وعاء ووربرج تسمح بسهولة إدخال موادّ فعّالة في التنفس (منبهات أو سموم) عند أي مرحلة من مراحل التجربة وإمكانية قياس تأثيراتها. باستعمال جهاز واربرج قيست معدّلات التنفس لعدد كبير من أنسجة النباتات المختلفة تَحت ظروف متنوعة.

معامل التنفس Respiratory quotient RQ

عند قياس التنفس يفضل عادة قياس كل من O_2 الممتص وCO_2 المنطلق. نسبة CO_2 المُنتج إلى O_2 الممتص تسمى معامل التنفس.

$$\text{معامل التنفس} = \frac{CO_2}{O_2}$$

عندما تكون مادّة التنفس كربوهيدراتات هذه النسبة تساوى واحد. إلّا أن معامل التنفس لمواد الأساس المختلفة (بروتينات، دهون، كربوهيدرات) قد تختلف كثيراً. على سبيل المثال مواد الأساس ذات التأكسد العالى مثل حوامض حلقة كريس تعطى معاملات تنفس ذات قيم أكثر من واحد بينما مواد الأساس المُختزلة نسبياً مثل الدهون تنتج معاملات تنفس ذات قيم أقل من واحد.

عموماً عند إستخدام كربوهيدريت ما فى تنفس الخلية يستهلك جزىء من الأكسجين لكل جزىء من CO_2 يتم إطلاقه. من الناحية الأخرى مركبات حلقة كريس متأكسدة بدرجة أكبر من الكربوهيدراتات وبالتالى تحتاج إلى أكسجين أقل لأكسدتها إلى CO_2 وماء. على سبيل المثال أكسدة حامض مالك إلى CO_2 والماء تعطى معامل تنفس مقداره 1.33. الدهون مختزلة أكثر من الكربوهيدراتات ولذلك فهى تحتاج إلى أكسجين أكثر عند استخدامها فى التنفس. على سبيل المثال استهلاك دهن ما فى التنفس قد يعطى معامل تنفس ذو قيمة لاتزيد عن 0.7.

معامل تنفس نسيج حى قد يمد الباحث بمعلومات قيمة. من قيمة معامل التنفس بإمكان المرء أن يتحصل على بعض التوضيح عن طبيعة مادّة الأساس المتأكسدة. إلّا أنه يجب على المرء أن يعلم أنه من المستحيل تحديد نوع مادّة الأساس المستهلكة فى تنفس نسيج ما من خلال قيم معامل التنفس، على سبيل المثال إذا استهلك فى التنفس مواد مختلفة وفى نفس الوقت فإن قيمة معامل التنفس المتحصل عليها هى فقط متوسط قيم معاملات التنفس لكل مادّة على حدة.

كما قد يُتوقع، أعضاء معظم النباتات كاملة النمو والتى تحتوى على وفرة من الكربوهيدراتات تظهر اختلافات بسيطة فى قيم معاملاتها التنفسية، التى تتراوح بين 0.97 إلى 1.17 (12). هذا يدل على أن المادّة المتأكسدة السائدة تحت الظروف العادية هى الكربوهيدراتات. إلّا أن النبات التى تعانى نقصاً فى الغذاء تظهر باستمرار قيم لمعامل التنفس أقل من واحد. جيمس James (12) ذكر أمثلة

لذلك مثل الأوراق الخضراء المعمرة، الأوراق المحفوظة فى الظلام أو الأجنة المفصولة. الإنخفاض فى قيمة معامل التنفس هو نتيجة لإستهلاك مواد أساسية مختزلة بدرجة أكبر (مثل الأحماض الدهنية والبروتينات) فى التنفس. على سبيل المثال ييم Yemm (22،23) لاحظ مُعَامِلات تنفس قيمها 0.85 وأقل من ذلك بالنسبة للأوراق الخضراء المحفوظة فى الظلام.

البذور فى طور الإنبات مجال جيد لدراسة التطابق بين قيمة معامل التنفس ومادة الأساس المستهلكة فى التنفس. فى البذرة تخزن الزيوت الدهنية بالإضافة إلى الكربوهيدراتات وفى كثير من الحالات الزيوت الدهنية هى الاحتياطى التخزينى السائد. بالإضافة خلال إنبات البذور تُفتت البروتينات فى أعضاء التخزين وتستخدم بعد ذلك فى الجنين. فى البذور التى تحتوى على كميات عالية من الدهون بالنسبة للكربوهيدراتات قيم معامل التنفس خلال الإنبات أقل بكثير من واحد. البذور التي تحتوى على الكربوهيدراتات كغذاء إحتياطى رئيسى تظهر أثناء إنباتها قيماً لمعامل التنفس قريبة من واحد.

العوامل المؤثّرة فى معدّل التنفس
Factors affecting the rate of respiration

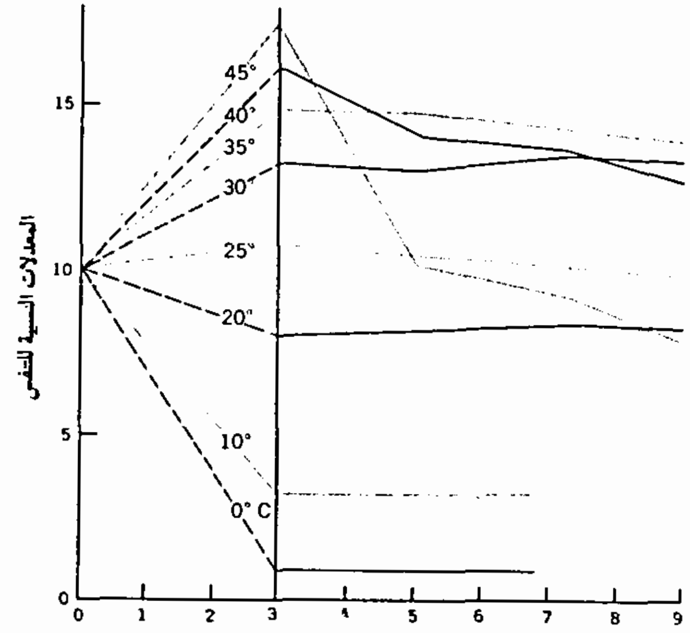
درجة الحرارة Temperature

كما هو الحال بالنسبة لكل التفاعلات الكيميائية تفاعلات التنفس حساسة للتغيرات فى درجة الحرارة حيث أن تفاعلات التنفس تتحكم فيها الأنزيمات فإن مدى درجة الحرارة الذى تحدث فيه هذه التفاعلات ضيق للغاية. معدّل التنفس عند صفر درجة مئوية منخفض جدّاً. بارتفاع درجة الحرارة يرتفع أيضاً معدل التنفس حتى تصل الحرارة إلى الدرجة المُحطّمة لفعالية الأنزيم. أعلى معدّل للتنفس يمكن الحصول عليه بين 35 إلى 45°م.

إلّا أنه عند دراسة تأثير درجة الحرارة على التنفس يجب الأخذ فى الإعتبار مدّة تعرّض عضو ما أو نبات بأكمله لدرجة حرارة معينة. على سبيل المثال نبتة

بازلاء Pisum sativum عمرها أربعة أيام تظهر زيادة أولية في معدّل التنفس عندما ترتفع درجة الحرارة من 25 إلى 45°م. عند ترك النبة لأى فترة عند درجة الحرارة المرتفعة هذه ينقص معدّل التنفس. بتعبير آخر لا بد من اعتبار «عامل الزمن» عند دراسة تأثير درجة الحرارة على التنفس. يظهر أنه عند درجات الحرارة 30°م فما فوق يبدأ التأثير المعاكس للعوامل المؤدّية إلى تغيير طبيعة أنزيمات التنفس. حيث أن إزالة طبيعة الأنزيمات لا تتم فى الحال، هناك زيادة أولية فى معدّل التنفس. إلّا أنه بمرور الوقت يظهر التأثير المعاكس هذا وينخفض معدّل التنفس. عموماً كلما ارتفعت درجة الحرارة كلما قصر الزمن اللازم لهبوط معدّل التنفس.

فيرناندس Fernandes (7) درس التنفس فى نبتات البزلاء وبين أهمية عامل الزمن فى تأثير درجة الحرارة على التنفس (شكل 8-10). هذا الشكل يوضّح أن



شكل 8-10 : تأثير درجة الحرارة على معدّل تنفس نبتات بزلاء Pisum sativum عمرها أربعة أيام. لاحظ العلاقة بين درجة الحرارة، الزمن ومعدّل التنفس. الخطوط المتقطعة تبين الفترات الزمنية بين التغيرات في درجات الحرارة من 25°م إلى درجة الحرارة المبينة في الشكل.

(After D.S. Fernandes. 1923. Rec. trav. bot. Néerlandais 20:107.)

درجة حرارة 30°م هى الدرجة المثلى لنباتات بزلاء عمرها أربعة أيام حيث لم يكن هناك هبوط فى معدّل التنفس خلال فترة زمنية طويلة.

الأكسجين Oxygen

فى نقاشنا السابق ذكرنا أن وجود الأكسجين ضرورى لحدوث حلقة كريبس. بالإضافة لاحظنا أن الأكسجين هو القابل النهائى للإلكترونات فى منظومة نقل الإلكترون. آخذين هذا فى الإعتبار من الطبيعى إذاً أن نفترض أن معدّل التنفس حساس للتغيرات فى تركيز الأكسجين. عموماً عند التركيزات المنخفضة للأكسجين يتوقع حدوث كل من التنفس الهوائى واللاهوائى. تحت هٰذه الظروف قيم معامل التنفس أكثر من واحد، فى الحقيقة كلما يقترب تركيز الأكسجين من الصفر كلما يقترب معامل التنفس من اللانهاية. هذا يعنى أنه تحت الظروف اللاهوائية فإن CO_2 المنتج هو بأكمله ناتج عن التنفس اللاهوائى (تخمر). مع زيادة تركيز الأكسجين يهبط الانتاج اللاهوائى لـCO_2 بسرعة، يزداد التنفس الهوائى وتقترب قيم معامل التنفس من الواحد. عندما تصل قيمة معامل التنفس إلى واحد عند تركيز معين من الأكسجين هذه النقطة تسمى نقطة الانقراض extinction point (20). عند هذه النقطة يتوقف التنفس اللاهوائى. مثال نموذجى لهذه العلاقات يمكن مشاهدته فى دراسة واتسون Watson لنبات تفاح بَراملى شكل 8-11.

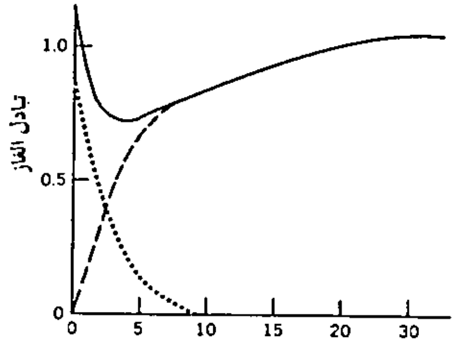
عند توفر مدى كامل من تركيزات الأكسجين يستحسن قياساً كل من CO_2 المنتج وO_2 المستهلك. الأكسجين المستهلك يعطى قياساً للتنفس الهوائى وكذلك CO_2 المنتج بعد تجاوز نقطة الانقراض. إلى أنه تحت نقطة الانقراض مصدر CO_2 المنتج هو التنفس الهوائى واللاهوائى. بينما O_2 المستهلك تحت هذه النقطة مازال بكل تحديد قياس للتنفس الهوائى. اجاد مساهمة كلا الغازين عند توفر مدى كامل من الأكسجين يمكن المرء من قياس كلا من التنفس الهوائى واللاهوائى.

دراسات عديدة لمعدّلات التنفس لأنواع كثيرة متنوعة من النباتات تشير إلى

خلاصة عامة هى أنه كلما يزداد تركيز الأكسجين بداية من الصفر يزداد التنفس الهوائى. هذه الزيادة فى كثير من النباتات هى hyperbolic، أى أن معدّل الزيادة ينقص مع زيادة تركيز الأكسجين (20). فى بعض المواد النباتية الزيادة فى معدّل التنفس الهوائى خطية linear عبر مدى من تركيزات الأكسجين. على سبيل المثال وجد تيلور (21) أن هذا صحيح بالنسبة لحبوب الأرز خلال إنباتها. الشرح الممكن ربما يكمن فى أن استهلاك O_2 يَحدُّه عائق لإنتشار الأكسجين مثل ماقد يوجد فى الغلاف الخارجى لحبة الأرز. جيمس James (12) بين أن استهلاك الأكسجين فى هذه الحالة يتناسب مع مقدار الأكسجين المنتشر عبر العائق وليس للأكسجين فى التنفس.

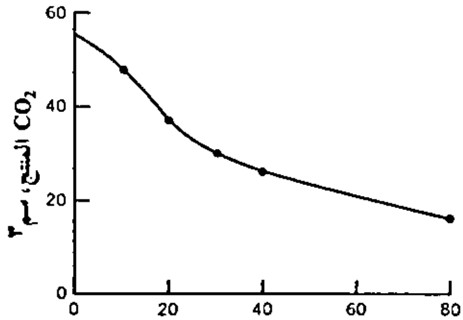
ثانى أكسيد الكربون Carbon dioxide

زيادة تركيز CO_2 لها تأثير كابح أكيد على التنفس. هذا مبين بإبداع جيد فى دراسات كِدْ Kidd (13) على تنفس بذور الخردل الأبيض شكل (8-12). بالرغم



شكل 8-11: انتاج نبتات تفاح براملي لـCO_2 عند تركيزات مختلفة من O_2 (معدّل الانتاج في الهواء = 1.0). الخط المتصل يمثل إطلاق CO_2، الخط المنقط يمثل CO_2 المنتج لاهوائياً والخط المتقطع يمثل O_2 المستهلك عند تركيزات أكسجين أقل من 10%.

(From W.O. James 1953. Plant respiration. Oxford: Clarendon Press. After Watson, 1932).



شكل 8-12: إعاقة معدّل التنفس في بذور الخردل الأبيض عند الإنبات كنتيجة لزيادة تركيز CO_2.

(Data of F. Kidd. 1915. Proc. Roy. Soc. B, 89:136. After W. Stiles and W. Leach. 1960; Respiration in Plants. New York: Wiley.)

من أن دراسات كثيرة للتنفس فى الورقة بينت تأثيرات كابحة لـCO_2، هناك مايبرهن على أن هذا التأثير ربما يكون جزئياً غير مباشر. هيثHeath (10) وضح أن CO_2 قد يسبب غلق الثغور وبذلك يحد من عملية تبادل الغازات. هذا ربما يكون له تأثير على ارتفاع التركيز الداخلى لـCO_2 وبذلك يحدّ من التنفس.

الأملاح الغير عضوية Inorganic salts

لاحظ لنديجارد Lündigardh وبيرستروم Burström إزدياد معدّل التنفس عند نقل نبات أو نسيج ما من الماء إلى محلول ملحى. الزيادة فى التنفس عن المعدّل العادى سميت التنفس الملحى Salt respiration. هذا النوع من التنفس سيناقش بالتفصيل فى الفصل الرابع عشر.

المنبهات الميكانيكية Mechanical stimulation

فى سلسلة من الدراسات (1، 2، 3، 4) وضح أودس Audus كيف يمكن زيادة تنفس الورقة بمسكها باليد، بالحك أو بثنى الأوراق. فى ورقة كرزلوريل هذه الزيادة المسببة باللمس قد تصل إلى 18.3%. الاستجابة للمس تنقص إذا كرر اللمس لفترة من الزمن. باركر Barker (5) وجد أن تنفس البطاطا يزداد أيضاً باللمس.

الجروح كمنبه للتنفس Wounding as a respiration stimulator

منذ أكثر من 70 سنة أصبح معروفاً أن جَرح اعضاء النبات ينبه التنفس فى ذلك العضو. عموماً الجروح تُنْشِأ الفعالية المرستمية فى منطقة الجرح مما ينتج عنه «ورم الجرح» "wound callus". مدى الإرتباط بين هذا الورم والتأثير المتزامن للجروح على التنفس مازال محل تخمين. بينت دراسة شيقة لهوبكينز Hopkins (11) زيادة فى المحتويات السكرية للبطاطا بعد قطعها. الزيادة فى التنفس نتيجة للجروح ربما يكون سببه الزيادة فى وفرة المواد المستهلكة فى التنفس.

الـمـلـخـص Summary

التنفس يحتوى على سلسلة متدرجة من التفاعلات المنتظمة ينتج عنها تفتت الجليكوز (أو مركبات عضوية أخرى) إلى CO_2 و H_2O. الطاقة المنطلقة فى الكثير من هذه الخطوات تستغل فى تكوين ATP من ADP والفوسفيت الغير عضوى. جزىء ATP يمثل وسيلة مؤقّتة لتخزين الطاقة. هذه الطاقة تستخدم فيما بعد فى التفاعلات البنائية للخلية الحيّة.

نسبياً التحلل الجليكوزى والتخمر كلاهما غير كفؤ بالنسبة لإنتاج ATP، بينما حلقة كريبس المرتبطة مع منظومة نقل الإلكترون هى الممون الرئيسى لـATP فى الخلية الحيّة. بالرغم من أن تفتت جزىء الجليكوز من خلال التحلل الجليكوزى وحلقة كريبس يمثل المسلك الرئيسى للتنفس، فإن تحول السكر السداسى أحادى الفوسفيت قد يمثل مسلك بديل فى كثير من الكائنات.

ختاماً معدلات التنفس قد تتأثر بعوامل بيئية كثيرة تشمل درجة الحرارة، تركيز الأكسجين، تركيز ثانى أكسيد الكربون، تركيز الأملاح الغير عضوية فى المحاليل المغذية، المعاملات الميكانيكية والجروح.

REFERENCES

1. Audus, L. J. 1936. Mechanical stimulation and respiration rate in cherry laurel. *New Phytologist* 34:557.
2. Audus, L. J. 1939. Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. II. Investigation on a number of angiospermic species. *New Phytologist* 38:284.
3. Audus, L. J. 1940. Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. III. The effect of stimulation on the rate of fermentation. *New Phytologist* 39:65.
4. Audus, L. J. 1941. Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. Parts IV and V. *New Phytologist* 40:86.
5. Barker, J. 1935. Notes on the effect of handling on the respiration of potatoes. *New Phytologist* 34:407.
6. Breidenbach, R. W., A. Kahn, and H. Beevers. 1968. Characterization of glyoxysomes from castor bean endosperm. *Plant Physiol.* 43:705.
7. Fernandes, D. S. 1923. Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von *Pisum sativum*. *Rec. trav. bot. Néerlandais* 20:107.
8. Goodwin, T. W., and E. I. Mercer. 1972. *Introduction to plant biochemistry*. New York: Pergamon Press.

9. Gunsalus, I. C. 1954. Group transfer and acyl-generating functions of lipoic acid derivatives. In W. D. McElroy and B. Glass, eds., *Mechanism of enzyme action*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins Press.
10. Heath, O. V. S. 1950. Studies in stomatal behaviour. V. The role of carbon dioxide in the light response of stomata. *J. Exptl. Bot.* 1:29.
11. Hopkins, E. F. 1927. Variation in sugar content in potato tubers caused by wounding and its possible relation to respiration. *Botan. Gaz.* 84:75.
12. James, W. O. 1953. *Plant respiration*. Oxford: Clarendon Press.
13. Kidd, F. 1915. The controlling influence of carbon dioxide. III. The retarding effect of carbon dioxide on respiration. *Proc. Roy. Soc. (London)* B, 89:136.
14. Korkes, S., A. Campillo, I. C. Gunsalus, and S. Ochoa. 1951. Enzymatic synthesis of citric acid. III. Pyruvate as acetyl donor. *J. Biol. Chem.* 193:721.
15. Korkes, S., A. Campillo, and S. Ochoa. 1952. Pyruvate oxidation system of heart muscle. *J. Biol. Chem.* 195:511.
16. Kornberg, H. L., and H. A Krebs. 1957. Synthesis of cell constituents from C_2-units by a modified tricarboxylic acid cycle. *Nature* 179:988.
17. Lehninger, A. L. 1965. *Bioenergetics*. New York: W. A. Benjamin.
18. Lundegårdh, H., and H. Burström. 1933. Untersuchungen über die Salzaufnahme der Pflanzen. III. Quantitative Beziehungen zwischen Atmung und Anionenaufnahme. *Biochem. Z.* 261: 235.
19. Stiles, W. 1960. The composition of the atmosphere (oxygen content of air, water, soil, intercellular spaces, diffusion, carbon dioxide, and oxygen tensions). In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 12:114.
20. Stiles, W., and W. Leach. 1960. *Respiration in plants*. New York: Wiley.
21. Taylor, D. L. 1942. Influence of oxygen tension on respiration, fermentation, and growth in wheat and rice. *Am. J. Botany* 29:721.
22. Yemm, E. W. 1935. The respiration of barley plants. II. Carbohydrate concentration and carbon dioxide production in starving leaves. *Proc. Roy. Soc. (London)* B, 117:504.
23. Yemm, E. W. 1937. The respiration of barley plants. III. Protein catabolism in starving leaves. *Proc. Roy. Soc. (London)* B, 123:243.

الفصل التاسع

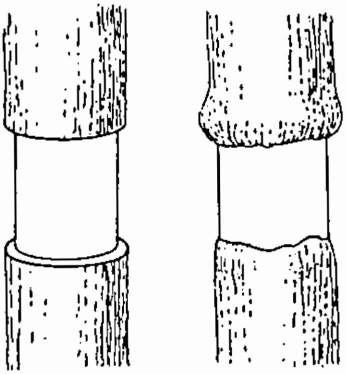
انتقال السكريات Translocation Sugars

مـقــدمــة Introduction

بامكان اى طالب لعلم النبات أن يقدر حقيقة أن الخلايا الحية للنبات تعتمد على خلايا التكوين الضوئى للأوراق لإمدادها بالغذاء. إلا أن بعض المسافات الفاصلة بين خلايا التكوين الضوئى والخلايا الأخرى طويلة نسبيا. الحاجة إلى منظومة نقل سريعة وكفؤة تظهر بوضوح وذلك عند الأخذ فى الأعتبار المسافة التى تفصل الخلايا الحية للجذور عن مثيلها فى الأوراق. حل مشكلة نقل الغذاء بالكمية وبالسرعة اللازمتين لمجموع تفاعلات الخلية الطبيعية تكمن فى خلايا متخصصة فى نسيج اللحاء تسمى عناصر الأنابيب الغربالية. هٰذه العناصر مثل مثيلها فى نسيج الخشب، تكون شبكة من القنوات تمتد إلى كل جزء فى النبات موصلة كل الخلايا الحية بالسكريات المتكونة فى الأوراق. هذا الفصل سيهتم أساسا بوصف منظومة النقل اللحائى وبشرح الميكانيكيات الممكنة ذات العلاقة.

بالرغم من أن النقاش حول انتقال «العصارة المركزه» elaborated sap بدأ مبكراً أى منذ أواسط القرن السابع عشر لم تكن هناك دراية بالنسيج ذو العلاقة. حقا كان الإعتقاد أن الجذور تمتص مواد جاهزة من التربة ثم تُنْقَل خلال الخشب إلى الأوراق حيث تحدث بعض التغيرات قبل أن يعاد نقل هذه المواد، التى أصبحت متحورة، أيضا خلال الخشب فى اتجاه سفلى. بتعبير آخر أعتبر أن الإنتقال فى الإتجاه العلوى وفى الإتجاه السفلى يحدث فى نسيج الخشب.

هارتج Hartig 1837 قدم أول وصف تشريحى وفسيولوجى للأنسجة ذات العلاقة بانتقال المركبات العضوية كان أكتشافه للأنابيب الغربالية فى القلَف أول مؤشر للمنظومة الضخمة لتوزيع الغذاء. وضح هارتج أن الغذاء يتجمع فوق حلقة الساق girdle مسبباً انبعاجاً فى أنسجة الساق شكل (9-1). حلقة الساق هى



شكل 9-1 : جذع شجرة ما (آ) بعد تنحية حلقة من القلف مباشرة، (ب) بعد فترة زمنية طويلة لاحظ أن المواد المنقولة من الأوراق تجمعت فى المنطقة التى فوق الحلقة مسببة بذلك انتفاخها.

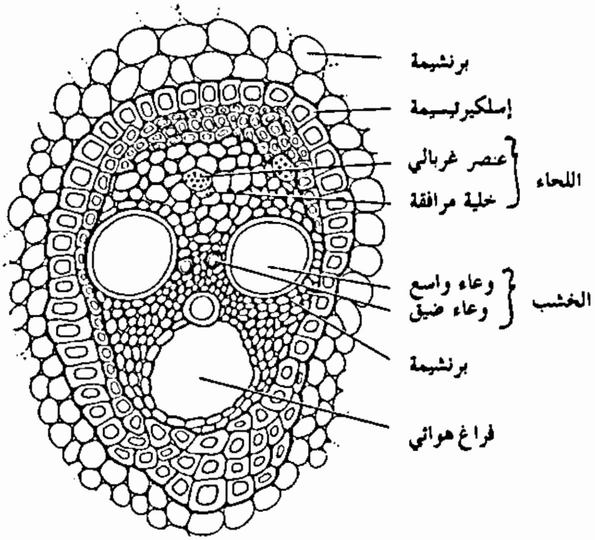
نتيجة لإزالة تامة لحلقة من القلف مع الإبقاء على الخشب سليما. تتجمع المواد المنقولة من الأوراق فوق الحلقة مبرهنة على أن القلف وليس الخشب هو المَعْنِى بانتقال المواد من الأوراق.

تشريح أنسجة اللحاء ANATOMY OF PHLOEM TISSUES

أنواع الخلية ووظيفتها Cell types and function

يتكون نسيج اللحاء أساسا من عناصر الأنابيب الغربالية وبرنشيمة الخشب (12، 22). فى نباتات مغطاة البذور يوجد ما يسمى بالخلايا المرافقة مرافقه لعناصر الأنابيب الغربالية نظير هٰذه الخلايا فى المخروطيات هو ما يعرف باسم الخلايا البيضاء albuminous cells. بالإضافة إلى هذه الأنواع من الخلايا توجد ألياف اللحاء، الخلايا المغلّظة sclereids والخلايا الشعاعية. يبين شكل (9-2) وضع نسيج اللحاء بالنسبة لنسيج الخشب فى نبات وحيد الفلقة.

الكميات الكبيرة من النشأ الموجودة فى برنشيمة اللحاء هى دالة على وظيفة هٰذه الخلايا. إلا أنه بالإضافة إلى التخزين تقوم برنشيمة اللحاء بدور صغير فى تكوين وانتقال السكريات فى النبات. عادة تحتوى برنشيمة أنسجة لحاء الأوراق والسيقان الخضراء على بلاستيدات خضراء (12) وتبين أنها تساهم فى حركة السكريات القطبية السيميلاستيكة symplastic إلى عناصر الأنابيب الغربالية



شكل 2-9 : رسم تخطيطي لحزمة وعائية لنبات فلقة واحدة تظهر موضع نسيج اللحاء بالنسبة لنسيج الخشب.

(66). أشار كرافتس (22) Crafts إلى أن الأنسجة المرستيمية ومناطق التخزين يمكن أن تحصل على الغذاء من عناصر الأنابيب الغربالية عن طريق الحركة السيمبلاستكية لهذه المواد الغذائية خلال الخلايا البرنشيمية الخالية من الأصباغ. فى سلسلة من التجارب الشيقة أجريت على قطع من سيقان الصفصاف أوضح ويذرلي وجماعته (85) Weatherely et el أنه قد يحدث، حسب ظروف التجربة، تبادل غير قطبى للسكريات بين عناصر الأنابيب الغربالية والبرنشيمة المجاورة. يعتقد الكثيرون أن خلايا البرنشيمة تعمل كمضخات أيضية تمد الطاقة لافراز الغذاء إلى داخل العناصر الغربالية عند المصدر ولإستخراجه من العناصر الغربالية عند الحوض sink. كلمة «الحوض» فى هذه الحالة تستعمل لوصف مناطق النبات حيث يستهلك الغذاء المنقول (الأنسجه المرستيمية مثلا) أو يخزن (عضو تخزينى مثلا).

الكثير من الإنتباه أُعطى لما يسمى بالخلايا المرافقة نظراً لإرتباطهم الوثيق بعناصر الأنابيب الغربالية. طبقا لما ذكرته إيسو (23) Esau هذان النوعان من

الخلايا بالإضافة إلى العلاقة الوراثية التى تربطهما ببعض يحملان علاقة فسيولوجية وطيدة. خلية مرافقة أو أكثر تنشأ من خلايا اللحاء الأم قبل تميزهم إلى عناصر أنابيب غربالية كاملة النمو. عادة الجداران الفاصلان للخليتين رقيقان جداً أو غزيرى النقر. فقدان عنصر الأنبوبة الغربالية لوظيفته يتبعه موت الخلية المرافقة. العناصر الغربالية كاملة النمو لا تحتوى نوايا. على النقيض من ذلك تحتفظ الخلايا المرافقة بأنويتها، والإقتراح هو أن الخلايا المرافقة لها تأثير نووى على العناصر الغربالية عديمة الأنوية (20). يُعتقد أن الخلايا البيضاء المناظرة الموجودة فى المخروطيات مشابهة للخلايا المرافقة بالنسبة لعلاقتها الفسيولوجية بعنصر الأنبوبة الغربالية.

يرى بعض البحاث أن العلاقة بين الخلية المرافقة والعنصر الغربالى أقوى مما ذكر. على سبيل المثال يقترح بايليسكى Bieleski (5) أن الخلية المرافقة والعنصر الغربالى يمكن النظر إليهما كوحدة عاملة واحدة تُستغل الطاقة التى تنتجها الخلية المرافقة المحتوية على السيتوبلازم بواسطة العنصر الغربالى الفارغ والمهيأ للنقل. هذا الإقتراح تؤيده دراسات المجهر الإلكترونى التى اظهرت ندرة من المايتوكندريا فى العنصر الغربالى ووفرة من الميتوكوندريا فى الخلية المرافقة (19) أيضا الخليتان متصلتان ببعضهما بروابط عديدة من البلازموديزماتا (7).

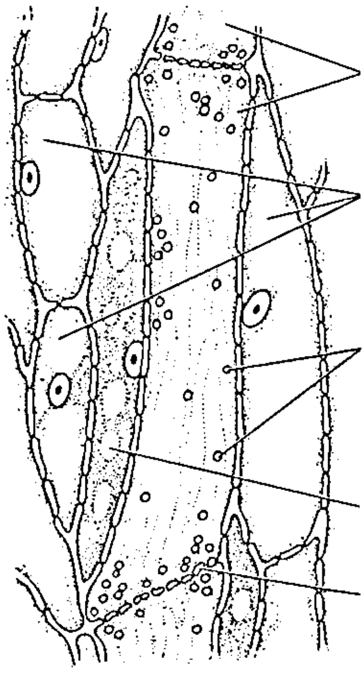
خلايا اللحاء الشعاعية هى خلايا بارنشيمية وظيفتها الأساسية التخزين والنقل الجانبى. لاتوجد وظيفة لألياف اللحاء وخلاياه المغلظة غير التدعيم.

عناصر الأنابيب الغربالية Sieve tube elements

الأنابيب أو القنوات الغربالية مهيئة باعجاب للنقل السريع والكفؤ لكميات كبيرة من المذيبات فى النبات. الأنابيب الغربالية متكونة من عناصر الأنابيب الغربالية وهى خلايا لحائية ذات تخصص عال مكونة نشيجا من أعمدة رأسية. تتطور الجدران العرضية الفاصلة للعناصر إلى مناطق متخصصة تسمى الأطباق الغربالية sieve plates. المناطق الغربالية تتخللها خيوط يعتقد أنها سيتوبلازمية؛

وهكذا فإن الرابط السيتوبلازمى متصل ببعضه على طول عمود عناصر الأنابيب الغربالية. على عكس نظيرهم فى نسيج الخشب (العناصر الوعائية) عناصر الأنابيب الغربالية حية عندما تكون فعالة. يبين شكل 9-3 منظر طولى لعنصر انبوبة غربالية والخلايا المجاورة.

تاريخ نمو وتطور عنصر الأنبوبة الغربالية يقدم صورة شيقة لخلية تتحور لوظيفة متخصصة فى النبات. العنصر الغربالى ناقص النمو نموذج لخلية طبيعية جداً تحتوى على نواة وسيتوبلازم ذو فعالية إنسيابية. بالإضافة فان السيتوبلازم قد يحتوى على بلاستيدات واجسام لزجة (23). فى العنصر الغربالى الحديث قد يعترض فراغ الخلية خيوط سيتوبلازمية وعادة ماتكون النواة معلقة فى هذه الخيو ط (12). يظهر أن الإنسياب السيتوبلازمى فعال بصفة خاصة على طول هذه الخيوط. أثناء نمو العنصر الغربالى تحدث تغيرات متعددة. تختفى النواة والأجسام اللزجة. الأجسام الكروية الموجودة فى السيتوبلازم للعناصر كاملة النمو عُرِّفت كنويات مُنطَلقة نتيجة لتلاشى النواة (21). لا توجد شبكة بلازمية



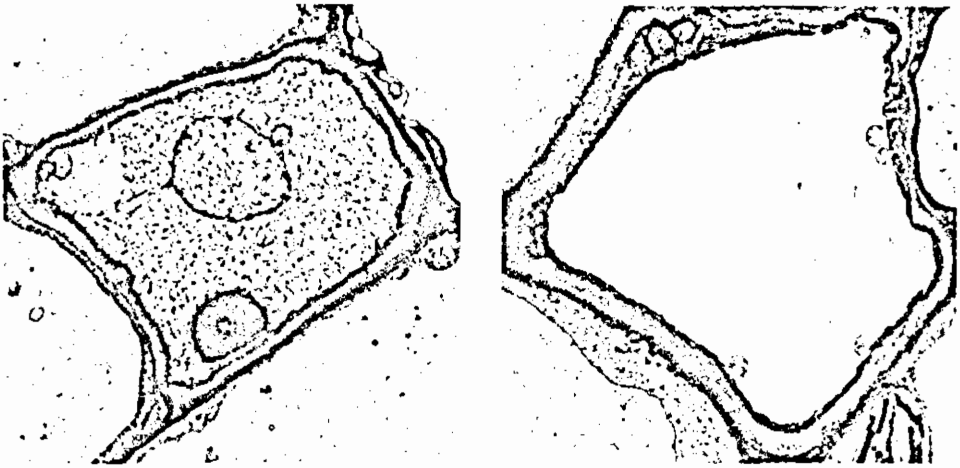
شكل 9-3 : نسيج لحاء من ساق التبغ Nicotiana tabacum مبيناً عنصر أنبوب غربالى، خلية مرافقة وخلايا برنشيمة لحاء.
(After R. Holman and W. Robins. 1938. Textbook of general botany for colleges and universities. New York: Wiliey.)

داخلية endoplasmic reticulum فى سيتوبلازم العنصر كامل النمو (26،1) ويظهر أنها محصورة فى طبقات رفيعة على طول الجدران الجانبية للخلية. يتباطء الإنسياب وفى النهاية يتوقف، ويظهر أن الميتوكوندريا لا وجود لها. فى دراسات حديثة للتركيب الدقيق لعناصر الأنابيب الغربالية فى Tilia americana (26) و Elodea densa (14) لوحظ وجود الميتوكوندريا بأعداد بسيطة نسبيا. هذه الملامح تبين تباطء نشاط تفاعلات الخلية ويعتبر السيتوبلازم فى هذه المرحلة عال النفاذية. خيوط السيتوبلازم الموّصلة تشاهد بسهولة فى العناصر الغربالية كاملة النمو بتخللها الأطباق الغربالية. يبين شكل 4-9 التباين بين انابيب غربالية حديثة النمو وأخرى كاملة النمو.

المواد المنقولة فى اللحاء SUBSTANCES TRANSLOCATED IN THE PHLOEM

الكربوهيدراتات «متميئات الكربون» Carbohydrates

المواد المنقولة فى اللحاء تسعة أعشارها أو يزيد هى كربوهيدراتات (92).



شكل 3-9 : صور إلكترونية دقيقة تظهر عناصر أنابيب غربالية لنبات القرع Cucurbita maxima : (اليسار) عناصر أنابيب غربالية غير كاملة النمة؛ (اليمين) عناصر كاملة النمو.
Courtesy of R.F. Evert and S.E. Eichhorn, Department of Botany, University of Wisconsin.)

بالرغم من أنه يمكن إظهار ذلك عملياً، بالإمكان الإفتراض أن هذا القول صحيحاً بعد الأخذ في الإعتبار أن معظم النبات يتكون من كربوهيدراتات.

اظهر التحليل الذى قام به زيميرمان Zimmerman (88،89) لعصارة لحاء 16 صنفاً من الأشجار أن السكروز هو أكثر الكربوهيدراتات المنقولة وفرة. إلا أنه بالإضافة للسكروز تُنقَل بعض الأصناف species عدد محدود من السكريات مثل رافينوز raffinose، إستاكيوز stachyose، وفيرباسكوز verbascose. هذه السكريات مشابهة لبعضها من حيث احتوائها على سكروز متصل به جزىء د – جالاكتوز D- galactose أو أكثر. أيضا وُجِد السُكّران الكحوليان مانيتول mannitol وسوربايتول sorbitol فى عصارات اللحاء لبعض أصناف النباتات. (33،88،89). حقا السوربيتول له دور مُسيطر فى نقل السكريات فى أشجار التفاح.

بالرغم من أن وجود السكّران السداسيان جليكوز والفركتوز فى أنسجة لحاء النباتات شائع. بين التحليل الكروماتوجرافى عدم وجود هذا السكّران فى عصارات اللحاء (75،92). إذا اعتبرنا أن عصارات اللحاء هى عينات حقيقية للمواد المنقولة فى اللحاء وجب علينا قبول حقيقة أن السكروز هو السكر المنقول الأكثر وفرة وأن السكريات السداسية لاتنقل. سكرّا الجليكوز والفركتوز الموجودان عادة لابد أن يكون وجودهما فى خلايا نسيج اللحاء الغير موصلة كنتيجة للتحلل المائى للسكروز والسكريات ذات العلاقة بالسكروز (75).

من المهم أن نلاحظ أن سوانسون والشيشينى (77) Swanson and El-Shishiny استعملا تقنية مختلفة وتوصلا إلى الخلاصة المذكورة أعلاه. انتج تحليل لقطاعات فى سيقان العنب (Vitis labruscana var. concord) عند مسافات متزايدة من ورقة معاملة بـ $^{14}CO_2$ نتائج شيقة. أولا، أكبر كمية من الإشعاع وجدت فى الجزء السكروزى للقلف (جدول 9-1). أيضا يلاحظ أنه فى جدول 9-1 المقادير النسبية المشعة للجليكوز والفركتوز متوازنة تقريبا عند كل قطاع من القلف تم تحليله. إذا افترضنا، الآن، أن الجليكوز والفركتوز محملان بنفس كمية الإشعاع كنتيجة لإستخدام $^{14}CO_2$ فى البناء الضوئى، إذا السكروز

جدول 1-9 : التركيزات النسبية للسكريات المميزة بC^{14} كدالة للمسافة التي يقطعها السكر

المسافة المقطوعة مم	عدّات Counts/مج/وزن جاف من القلف سكروز	جليكوز	فركتوز	جليكوز/سكروز	فركتوز/سكروز
82	8005	661	678	0.083	0.085
202	6268	433	481	0.069	0.077
321	5800	397	402	0.069	0.069
429	4615	220	250	0.048	0.054
652	2942	136	126	0.046	0.043
875	1749	75	69	0.043	0.040
1156	900	34	31	0.037	0.034

After Swanson and El-Shishiny (1958)

المتكون من هٰذان السكران السداسيان لابد أن ينتج، عند التحلل المائى مقادير متساوية من الفركتوز والجليكوز المشعان. بناء عليه الإفتراض المقيول، أن الجليكوز والفركتوز الموجدان فى قطاعات القلف هما نواتج للسكروز المتحلل مائيا وليسا بسكريات منقولة.

على افتراض صحة الخلاصة السابقة بإمكاننا إذاً توقع نقصان نسبة السكريات الذائبة المشعة إلى السكروز المشع مع زيادة المسافة من الورقة المُستَخْدمة لـ $^{14}CO_2$. هٰذا التعليل مبنى على حقيقة أن الوقت المتَاح للتحلل المائى للسكروز على بعد مسافة، من الورقة المُعَامَلَة اقل من مثيلة فى المنطقة الملاصقة للورقة. جدول 9-1 يبين صحة التوقعات سالفة الذكر حيث انخفضت النسبة من 0. 084 تقريبا إلى 0. 036 . هذا البرهان يدعم بقوة مفهوم أن السكروز هو السكر الرئيسى المنقول فى اللحاء وأن السكريات السداسية لا تنقل. السكريات السداسية الموجودة عادة عند تحليل اللحاء يعتقد أنها نواتج للتحلل المائى للسكروز والسكريات الحاوية للسكروز. أستُنْتِج من الدراسة المذكورة أعلاه أن وجود السكريات السداسية فى عناصر الأنابيب الغربالية هى نتيجة للتحلل المائى للسكروز. فى دراسة لانتقال السكروز فى نباتى فول الصويا والتوت البرى توصل بيرلى Burley (19) إلى نفس جوهر هٰذه الخلاصة. ألا إنه

على الأقل فى دراستين للنقل فى لحاء قصب السكر تبين عدم تحلل السكروز اثناء انتقاله فى قنوات اللحاء (37،35).

المركبات النيتروجينية Nitrogen compounds

من المعروف أن الأحماض الأمينية والأميدات تنقل من الأوراق والأزهار المعمرة إلى مناطق النبات حديثة النمو، وأن حركة هذه المركبات النيتروجينية يحدث بصفة رئيسية فى اللحاء. ميتلير Mittler (57،56) حلّل عصارة اللحاء للبحث عن المركبات النيتروجينية المنقولة فى عناصر الأنابيب الغربالية لسيقان الصفصاف Willow وأكتشف أنها تحتوى على حامض الجلوتاميك، حامض الأسبارتيك، ثريونين، آلانين، سيرين، ليوسين، فالين، فينايل آلانين، أسباراجين جلوتامين وحامض γ – أمينو بُيتيريك. فى الحقيقة الدراسات التى تهدف إلى إكتشاف هٰذه المركبات فى اللحاء قليلة جداً، لكن بدون شك سيجد بحاث المستقبل معظم إن لم يكن كل الأحماض الأمينية والأميدات الطبيعية فى عصارات الأنابيب الغربالية. الدراسة التى قام بها ميتلر تعتبر مجهوداً ضخما فى هٰذا الإتجاه.

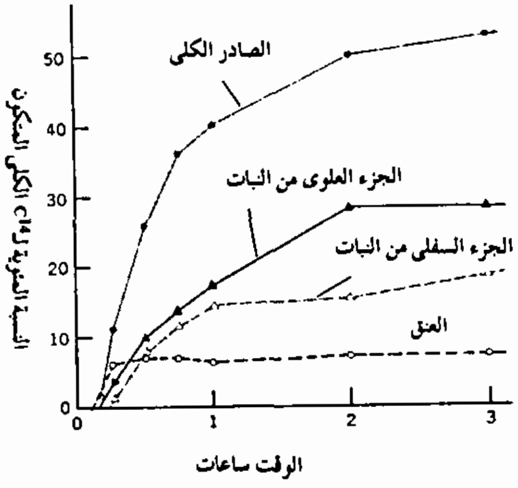
يظهر أن تركيز المركبات النتروجينية فى عصارات اللحاء تتأثر بمراحل نمو النبات المختلّفة. فى نبات Salix على سبيل المثال توجد هٰذه المركبات بأعلى تركيز وبأكثر تنوع خلال النمو السريع للورقة وعند نهاية فصل النمو أى مع اقتراب تساقط الأوراق (75). خلال الجزء الأكبر من فصل النمو تركيز المركبات النيتروجنينة فى اللحاء منخفض جداً. زيميرمان Zimmerman (88)، على سبيل المثال، وجد أن تركيز الأحماض الأمينية والأميدات فى عصارات الأنابيب الغربالية لنبات الرماد الأبيض white ash هى عادة أقل من 0. 001 مولال.

الخواص العامة للنقل اللحائى GENERAL ASPECTS OF PHLOEM TRANSLOCATION

فى ما مضى ناقشنا تشريح نشيج اللحاء والمواد العضوية المنقولة فى قنوات اللحاء. الآن سنتبين إتجاه وسرعة حركة هذه المواد.

اتجاه الحركة Direction of movement

الحركة ثنائية الأتجاه: Bidirectional movement من النقاش السابق للنقل فى اللحاء يتضح أن حركة المواد العضوية فى النبات ذات اتجاهين Bidirectional. أى أن المواد تنقل فى الساق فى اتجاهات متعاكسة فى نفس الوقت. نواتج البناء الضوئى المنقولة من الأوراق ربما تنقل فى اتجاه الجذور وربما فى اتجاه القمم النامية حيث تكون الأزهار أو الثمار فى طور النمو. تحرك المواد العضوية فى أعضاء التخزين مثل الجذور الوتدية السيقان الأرضية، البصليات إلخ لتغذية نمو البذرة يحدث عادة فى إتجاه علوى. إعادة انتقال المواد من الأوراق المعمرة إلى الأوراق حديثة النمو هو بوضوح انتقال فى اتجاه علوى. بتنسيق جيد درس بيدولف وكورى Biddulph and Cory النقل فى لحاء الفاصوليا وذلك باستعمال تقنية التغدية بـ $^{14}CO_2$ وتداخل الألوان fluorescence وأوضحا أن الأوراق القريبة من الجذور تُنْقَل نواتج تفاعلاتها إلى الجذور (3). الأوراق الأقرب إلى قمة النبات تُنْقَل نَواتُجها إلى قمة الساق بينما الأوراق فى وضع وسطى تنقل نواتج عملياتها الحيوية فى كلا الإتجاهين. شكل 9-5 يبين توزيع نواتج مشعة لتفاعلات الخلية بعد أن غذُيت الورقة الأولى لنبات قرع بـ $^{14}CO_2$ (86). لاحظ أن نواتج تفاعلات الخلية (شكل 9-5) تحركت إلى كل من الأجزاء العليا والأجزاء السفلى من النبات.



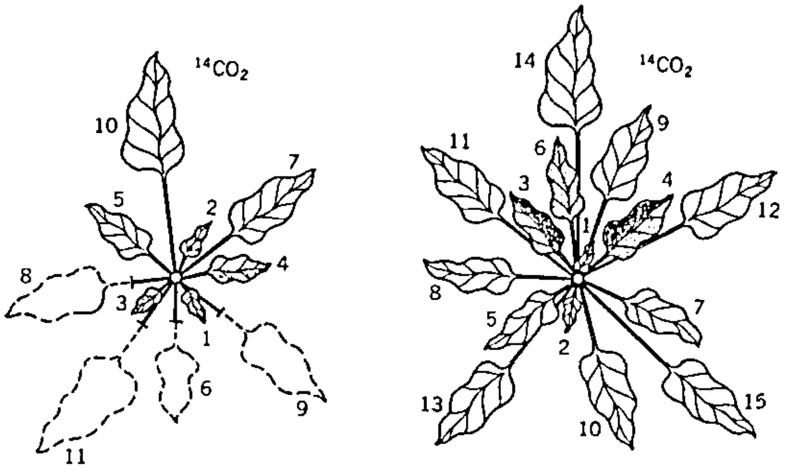
شكل 9-5: توزيع نواتج الأيض المشعة labeled بعد تغذية الورقة الأولية لنبات قرع بـ$^{14}CO_2$. لاحظ وجود الإشعاع فى الأجزاء العليا والسفلى للنبات.

(After J.A. Webb and P.R. Gorham. 1964. Plant Physiol. 39:663.)

باستعمال تقنية التميز الإشعاعى تبين بما لايدعو مجالا للشك أن المواد العضوية تتحرك فى كلا إلاتجاهين فى الساق فى نفس الوقت. ما لم يتضح بعد هو فيما إذا كانت المواد تتحرك فى اتجاهات مختلفة فى قنوات لحاء مختلفة أو نفس القناة وفى نفس الوقت. هٰذه المعضلة لم تحل بعد وحلها يكمن فى تبيان حقيقى إما لحركة فى اتجاه واحد أو فى اتجاهين فى قناة لحاء واحدة، مهمة صعبة للغاية حقا. إلا أن بيدولف وكورى (3) أوضحا أن الحركة ثنائية الإتجاه فى نباتات الفاصوليا تحدث فى حزم لحائية منفصلة.

الحركة الجانبية فى اتجاه المماس. Lateral movement in a tangential direction بينت دراسات عديدة لأنظمة النقل أن المواد المتحركة فى قنوات اللحاء تتحرك عادة فى إتجاهات مستقيمة أى أن السكريات المنقولة من الأوراق إلى مجرى النقل الرئيسى فى الساق تتحرك إلى أعلى وإلى أسفل عل امتداد الورقة المُموّنة. تحدث حركة مماسية قليلة جداً. على سبيل المثال يلاحظ عموما أن حلقات الأشجار السنوية الموجودة مباشرة تحت الأفرع الكبيرة أو فى جهة شجرة ما معرضة لتنافس أقل من جيرانها هى أوسع بكثير من الجهة المقابلة. إزالة الأوراق من جهة واحدة من النبات يسبب فى كثير من الأحيان نمو غير متماثل، النمو على الجهة المنزوعة الأوراق ينقص كثيراً.

جوى Joy (41) درس بنجر السكر وتحصل على نتائج شيقة جداً. عندما غُذيت ورقة بـ $^{14}CO_2$ وجدت نواتج الأيض المشعة فى الأوراق الواقعة مباشرة فوق أو فى الجذور الواقعة مباشرة تحت الورقة المُمونة فقط. هذا يتفق مع نقاشنا السابق ويؤكد غياب الحركة المماسية. إلا أن جوى نحّى كل الأوراق كاملة النمو من جهة واحدة من النبات تاركا الأوراق الصغيرة حديثة النمو فقط ثم غذى ورقة كاملة النمو عل الجزء السليم من النبات بغاز $^{14}Co_2$ ووجد أن بامكانه احداث حركة مماسية. نواتج الأيض المشعة لم توجد فقط فوق وتحت الورقة ولكن أيضا فى الأوراق حديثة النمو التى تركت على الجهة منزوعة الأوراق كاملة النمو (شكل 6-9). يظهر أن الأوراق حديثة النمو المحرومة من نواتج التكوين الضوئى (نتيجة لتنحية الأوراق كاملة النمو) يمكنها أن تسحب



(ب) (آ)

شكل 6-9 : (آ) توزيع الـ C^{14} فى أوراق اللفت السكرى بعد أسبوع من تغذية ورقة كاملة النمو بـ$^{14}CO_2$ لمدّة أربع ساعات. درجة التظليل مكافئة إلى حدّ ما لشدّة الإشعاع. لاحظ أن إلـ C^{14} نُقل إلى الأوراق الصغيرة الموجودة على أحد جهتي النبات فقط. (ب) أوراق كاملة النمو نُحّيت من جهة واحدة من النبات بحيث لم يبق إلّا الأوراق الصغيرة ناقصة النمو. بعد ذلك غذيت ورقة كاملة النمو فى الجهة السليمة من النبات بـ$^{14}CO_2$ الإشعاع يوجد على كلا جهتي النبات. الأوراق مرقمة حسب عمرهاك الأوراق الأكثر نمو أعطيت أرقاماً عالية.

(After K.W. Joy. 1964. J. Expt. Botany 15:485.)

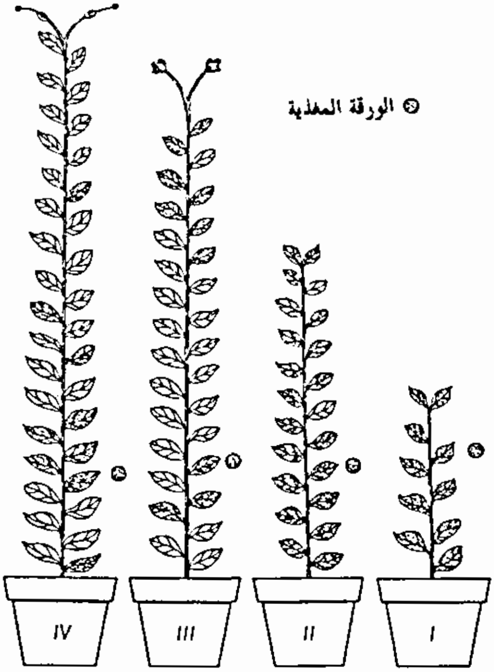
مواداً من الأوراق فى الجهة المقابلة بدرجة تسبب بعضا من الحركة المماسية. إلا أن جوى أشار إلى أن الإلتحام الوعائى المعقد الموجود فى بنجر السكر ربما يساعد فى هذا النوع من النقل وأن انظمة التوزيع فى النباتات الأخرى قد تكون محددة بدرجة أكثر دقة. إلا أنه يجب ملاحظة أن الحركة المماسية لوحظت فى أصناف أخرى من النباتات. على سبيل المثال لاحظ ذلك بيدولف (2) فى نبات الفاصوليا وبيل (62،63) Peel في نبات الصفصاف willow.

انظمة التوزيع عند مراحل النمو المختلفة بينت وجود كل من الحركة ثنائية الإتجاه والحركة المماسية فى نبات التبغ (71). سمح للورقة السابعة (بدء العد من الأسفل) لأربع نباتات تبغ مختلفة اعمارها 68، 81، 107، 135 يوما بالبناء

الضوئى فى الـ$^{14}CO_2$ لمدّة 30 دقيقة ثم بالبناء الضوئى تحت ظروف طبيعية لمدّة 5.5 ساعة. فترة إلـ 5.5 ساعة الإضافية سمحت بتوزيع تام للمواد المشعة بدون حدوث أى إعادة توزيع تذكر. عند اتمام التجربة حللت الأوراق، السيقان والجذور للبحث عن ^{14}C (شكل 9-7 وجدول 9-2).

وجد الكربون المشع فى جذور جميع النباتات الأربع. إلا أن معظم الإشعاع وجد فى السيقان. يوضح نظام توزيع الكربون المشع المبين فى شكل 9-7 أن مناطق الأيض مرتفعة النشاط مثل السيقان والأوراق الصغيرة سريعة النمو هى على وجه الخصوص «أحواض» جيدة لإستقرار الكربوهيدراتات المنقولة. لاحظ أن الكربون المشع تحرك فى الساق فى كلا من الاتجاهين العلوى والسفلى.

دعنا الآن نبحث عن سبب انعدام ^{14}C فى الورقتان 11، 19 للنبات II. آخذين في الإعتبار شكل 9-8 سيتبين لنا أنه فى فيلوتاكسيس[1] نبات II الورقتان 11، 19



شكل 9-7 : نظام توزيع الإشعاع عند مراحل نمو مختلفة لنبات التبغ مبيناً الانتقال ثنائى الإتجاه والمماسى. مبتدئين العد من الأسفل الورقة السابعة لأربع نباتات تبغ أعمارها 68، 81، 107 و 135 يوماً، غذيت بـ$^{14}CO_2$ لمدّة 30 دقيقة. أتبعت بعد ذلك بـ5.5 ساعة من البناء الضوئى تحت ظروف عادية. المناطق المظلمة تبين الأوراق المحتوية على C^{14}. أنظر جدول 9-2 لشدّة الاشعاع (مقاسة بميكروكيوري μc) الموجودة فى الورقة المعاملة، الأوراق الأخرى، الساق والجذر لكل نبات.
(After M. Shiroya et al. 1961. Can. J. Botany 39:855.)

---

(1) منظومة أو تسلسل تركيب الأوراق على نبات ما.

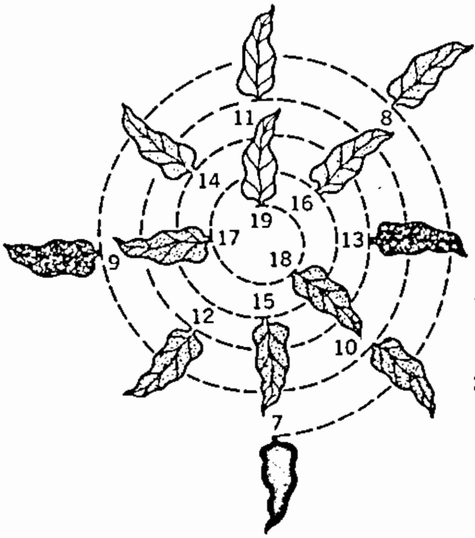
جدول 9-2 : شدّة الإشعاع مقاسة بالميكروكيورى μc الموجودة في الورقة المعاملة، الأوراق الأخرى، الساق والجذر لنباتات التبغ الأربع الموضحين فى شكل 9-7

العضو	I	II	III	IV
	النبات			
الورقة المعاملة	131.2	155.9	93.3	136.7
الأوراق الأخرى	1.3	6.2	trace	trace
الساق	34.4	10.1	10.8	12.7
الجذر	1.7	0.9	1.8	5.9

After Shiroya al. (1961)

تقعان فى مقابلة الورقة 7 (الورقة المُغذّية بـ $^{14}CO_2$). لاحظ أيضا أن أنه كلما زادت المسافة المماسية إبتدءاً من الورقة المغذّية كلما نقص الإشعاع تدريجيا. أى أن الأوراق 10، 12، 15، 17، 18 تحمل ^{14}C أكثر من الأوراق 8، 14 و 16. الأوراق 11، 19 لموقعهم المقابل مباشرة للورقة 7 لا يحملان ^{14}C. التجربة الموضحة اعلاه تبين حدوث بعض من الحركة المماسية ولكنها بالتأكيد ثانوية بالنسبة للحركة الرأسية.

الحركة الجانبية فى اتجاه قطرى. Lateral movement in a radial direction : نقل الغذاء



شكل 9-8 : وضع الأوراق على النبات Phyllotaxis مبيناً توزيع إلـ C^{14} فى النبات رقم II لشكل 9-7. درجة التقليل تبين شدّة الاشعاع. الأوراق مرقمة إبتداءاً من الورقة السابعة (المعاملة) وصعوداً إلى الورقة التاسعة عشر.

(After M. Shiroya et al. 1961. Can. J. Botany 39:855.)

قطريا من اللحاء إلى أنسجة الخشب شوهد فى انواع مختلفة من النباتات. فى الحقيقة فى نبات الفاصوليا 25% أو أكثر من النواتج المشعة لتفاعلات انسجة اللحاء تنقل من اللحاء إلى الخشب قطريا (4). فى دراسة أخرى عُرِّض الجزء الخضرى لنبات الصفصاف Willon لـ $^{14}CO_2$ وعند تجزئة الساق واستخراج عصارة الخشب وجد أنها تحتوى على السكروز المشع (64) نظراً لان الأشعة الوعائية تكون روابط متصلة بين اللحاء والخشب لذلك يعتقد أنها تسهل كثيراً الحركة القطرية.

معدلات الإنتقال والسرعات. Translocation rates and velocities

عند تقديرنا لمقدار المواد اللازمة للمحافظة على النمو السريع لأعضاء التخزين يتبين لنا أهمية سرعة انتقال هذه المواد فى أنسجة اللحاء. بملاحظة الزيادة فى الوزن الجاف للفواكهة، السيقان الأرضية، الجذور التخزينية والأعضاء الأخرى التى تستورد مواد كثيرة من قنوات اللحاء تمكن البحاث الآوائل من معرفة معدلات انتقال هذه المواد. إلا أن هذه الطريقة لها صعوبات كثيرة موروثة ويجب أخذ احتياطيات كثيرة قبل التمكن من حساب المعدلات الحقيقية. على سبيل المثال يجب أن يعمل حساب للبناء الضوئى فى حالة استعمال أنسجة قادرة على مثل هذا البناء. أيضا يجب أن يعمل حساب للفاقد نتيجة للتنفس، للتكثيف ولتغير مواقع نواتج تفاعلات الخلايا. فى كثير من الأحيان يصعب قياس هذا الفاقد مباشرة ويدعو الأمر تكوين بعض الإفتراضات. نتيجة لذلك فان معدلات النقل المحسوبة بهذه الطريقة هى دليل للمعدلات الحقيقة لا أكثر.

إلا أنه باستعمال مزايا تقنية إقتفاءالأثر امكن الحصول على معدلات نقل قريبة جداً من الحقيقة وعادة هذه الطرق تشمل تغذية ورقة أو أوراق بغاز $^{14}CO_2$ والذى يدخل بدوره فى عملية البناء الضوئى. يتم تتبع تقدم النواتج المشعة للأيض بالكشف عن الإشعاع على بعد مسافات مختلفة على طول الساق. يبين جدول 9-3 بعض معدلات الإنتقال التى أمكن الحصول عليها باستعمال تقنية اقتفاء أثر عنصر مشع.

إذا اعتبرنا المساحة الصغيرة نسبيا فى مُركب الأنابيب الغربالية للنقل فالمعدلات العالية المبينة فى جدول 9-3 جديرة بالملاحظة. مما يزيد فى هذا

جدول 9-3 : معدلات النقل في أصناف مختلفة من النباتات أمكن الحصول عليها باقتفاء أثر مواد مشعة.

النبات	المعدل سم/ساعة	المصدر
فاصولياء الكلية الحمراء	107	Biddulph and Cory, 1957
اللفت السكرى	100 — 85	Kursanov et al., 1953
عنب الكونكورد	60	Swanson and El-Shishiny, 1958
الصفصاف	100	Weatherley et al., 1959
قصب السكر	270	Hatch and Glasziou, 1964
قصب السكر	84	Hartt et al., 1963
قرع الرقبة المستقيمة (كوسة)	290	Webb and Gorham, 1964
فول السويا	100	Vernon and Aronoff, 1952
القرع	60 — 40	Pristupa and Kursanov, 1957

الوضع تعقيدا هو أن نواتج تفاعلات الخلايا عليها أن تعبر آلاف الأطباق الغربالية خلال رحلتها من الأوراق إلى الجذور. على سبيل المثال وجد ويذرلى وجماعته Weatherley et al et al (85) أنه لقطع مسافة 16 سم فى ساق الصفصاف لابد من عبور مابين 1600 إلى 2000 طبق غربالى. فى جزء لاحق من هذا الفصل سنناقش بعض الميكانيكيات التى ربما تشرح كيف يمكن أن تكون معدلات النقل عالية جداً فى حين أنها تواجه الكثير من المقاومة فى قنوات اللحاء.

اختلاف نواتج الأيض واختلاف معدلات انتقالها Different metabolites with different tronslacation rates لاحظ كثير من البحاث أن نواتج مختلفة لتفاعلات الخلايا تنتقل بمعدلات مختلفة فى قنوات اللحاء. عندما غذيت أوراق نبات فاصوليا عمره 12 يوما بمحاليل تحتوى الماء المميز بالتريتيوم Tritiated water (THO)، ^{32}P، وسكروز ^{14}C- أمكن الحصول على معدلات نقل تختلف باختلاف المادة المشعة (3). السكروز ^{14}C- يتحرك بسرعة اسرع (107 سم / ساعة) من THO أو ^{32}P. المادتان الأخيرتان كل منهما يتحرك بسرعة 87 سم / ساعة. جيج وآرنوف Gage and Aronoff (27) تحصلا على نتائج مشابه وذلك عندما وضعا عنق ورقة مقطوع لنبات فاصوليا عمره 3 أسابيع في محلول سكروز ^{14}C- و THO. طبقا لما تحصل عليه هذا الباحثان السكروز والماء قد ينتقلان فى اللحاء مستقلان عن بعضهما بالإضافة بينت دراسات نيلسون وجورهام Nelson and Gorham (61) أن الأحماض الأمينية المختلفة تنتقل فى اللحاء بسرعات مختلفة.

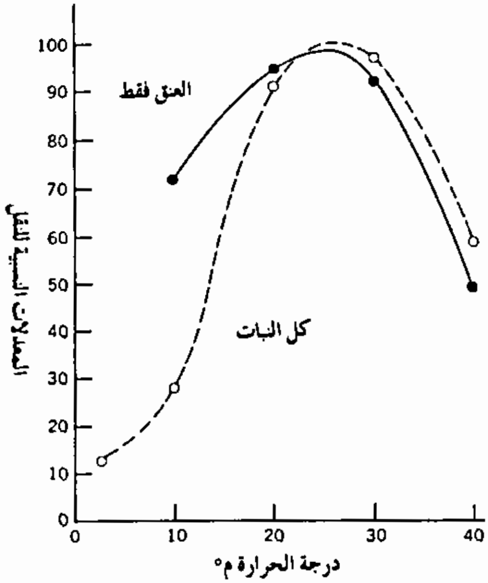
العوامل المؤثرة على النقل Factors affecting translocation

من المعروف أن عوامل كثيرة تؤثر فى معدلات النقل فى النبات. أهم هذه العوامل هى درجة الحرارة، الضوء، عوائق الأيض، تدرجات التركيز، نقص المعادن والهرمونات. هذه القائمة لا تشمل كل العوامل ولكنها تمثل العوامل التى ترددت دراستها بكثرة.

درجة الحرارة Temperature : تحليل تأثير درجة الحرارة على معدلات النقل معقد وذلك لتأثير درجة الحرارة على عمليات النبات الأخرى التى ربما تؤثر بصفة مباشرة أو غير مباشرة على حركة المذيبات. وهكذا فإن تأثير درجة الحرارة على البناء الضوئى، التنفس، تكوين الأنزيمات إلخ له فى كل الإحتمالات تأثير فعال على معدلات النقل. بالرغم من هذا فلقد تم تبيان علاقة أكيدة بين درجة الحرارة ومعدل النقل.

بتغيير درجة حرارة النبات ثم اتباع ذلك بقياس الزيادة أو النقصان فى الأوراق الجافة للأعضاء المختلفة يمكن الحصول على قياسات غير مباشرة لمعدلات النقل. الإفتراض هنا أن الوزن الجاف لعضو ما يعكس معدل حركة المذيبات فى ذلك العضو. هيويت وكيرتس Hewitt and Curtis (39) استعملا هذه الطريقة وبينا أن درجة الحرارة المثلى للنقل فى نبات الفاصوليا هى بين 20 و 30°م شكل (9-9).

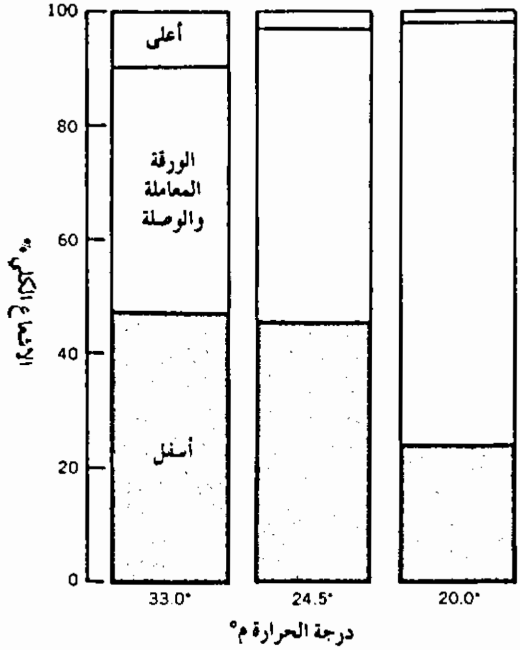
عند تعريض نبات ماء إلى مدى معين من درجات الحرارة تتأثر بذلك كل تفاعلات الخلايا مما يصعب معه الحصول على حقيقة تأثير درجة الحرارة على النقل. فى محاولة للتغلب على هذه المشكلة اسوانسون و بوهنينج Swanson and Böhning استعملا درجة الحرارة الموضعية. فى تجاربهما تمت تنمية نباتات فاصوليا عند درجة حرارة 20 ± 1°م. فى كل نبات جهز عنق ورقة بسترة حرارية temperature jacket ثم غمر نصل الورقة فى محلول سكروز. بعدها حفظ النبات فى غرفة مظلمة وثبتت درجة الحرارة عند 20 ± 1°م. وهكذا باستثناء عنق الورقة المعامل فان النبات بأكمله كان محفوظا تحت نفس درجة الحرارة. بعد فترة معاملة استغرقت 135 ساعة أخذت الزيادة في طول الساق



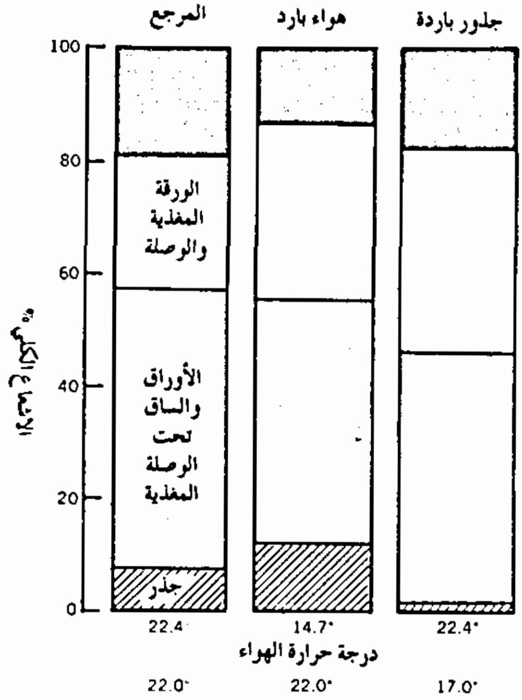
شكل 9-9: تأثير درجة الحرارة على انتقال الكربوهيدراتات الخط المتصل يبين تأثير درجة الحرارة على عنق ورقة واحدة (النصل مغمور في محلول سكروز). الخط المتقطع يبين تأثير تغيرات درجات الحرارة على النقل خلال كل أجزاء النبات. (After C.A. Swanson and R. H. Böhning. 1951. Plant Physiol. 26:557.)

كقياس لسرعة حركة السكروز من العنق المعامل إلى الساق (شكل 9-9). هذه النتائج متفقة بدرجة كبيرة مع نتائج هيويت وكيرتس حيث عُرِّض النبات بأكمله لتموجات حرارية. بدراسة شكل 9-9 تتضح نقطة مهمة جداً وهي أن انتقال المذيبات يتأثر بدرجة الحرارة بطريقة تشبه تأثر العمليات الفسيولوجية الأخرى. هذا يعنى أن معدل النقل يزداد بإزدياد درجة الحرارة حتى يصل إلى أعلى مستوى ثم يبدأ فى التناقص نتيجة للتأثيرات القاضية لدرجة الحرارة.

أخيراً فقط تمكنا من الحصول على بيانات عن نقل السكريات المشعة وتأثر هذا النقل بدرجات الحرارة المختلفة. غُذيت نباتات قصب السكر بـ $^{14}CO_2$ وأظهرت النتائج أن معدلات النقل تزداد بإزدياد درجة الحرارة. وهكذا عندما عرضت نباتات قصب السكر لهواء ذو درجات حرارة 20، 24,5 و 33°م كانت معدلات النقل 84,0، 93,6، 120 سم / ساعة على التوالى (35). يبين شكل (9-10) توزيع المواد المشعة بعد 90 دقيقة من المعاملة بـ $^{14}CO_2$ عند درجات الحرارة المذكورة أعلاه. يظهر أن درجة حرارة الجذور بالمقارنة بالمجموع الخضرى قد يكون لها تأثير على الاتجاه (أعلى أو أسفل بالنسبة للورقة المُمَوَّنة بـ $^{14}CO_2$) الذى ستتحرك فيه السكريات فى النبات. وهكذا وجد هارت Hartt (35) أنه عند



شكل 10-9 : تأثير درجة الحرارة على توزيع $^{14}CO_2$ فى قصب السكر. البيانات تم الحصول عليها بعد 90 دقيقة من تغذية أحد الأوراق بـ$^{14}CO_2$.
(After C. E. Hart. 1965. Plant Physiol. 40:84)

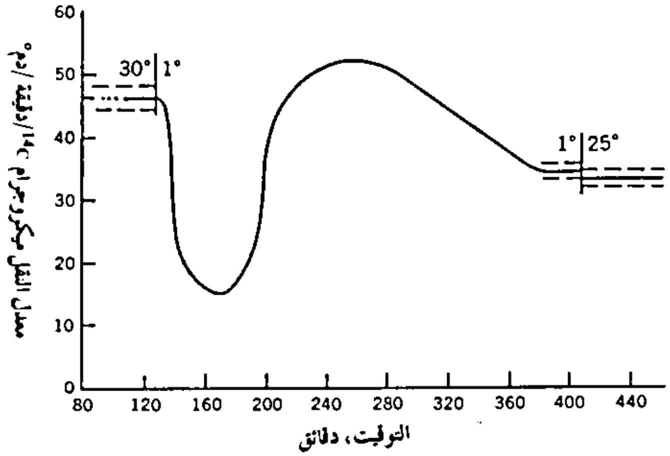


شكل 11-9 : التأثير المنفصل لدرجة حرارة الهواء والتربة على عوزيع الـ$^{14}CO_2$ بعد نقل مدته ستة أيام. لاحظ أنه عند الابقاء على درجة حرارة الجذر أعلى من درجة حرارة الساق يزداد النقل إلى الجذر وينقص بالنسبة للقمة. عند الابقاء على درجة حرارة الجذر منخفضة عن درجة حرارة الساق ينقص النقل إلى الجذر ويزداد بالنسبة للقمة.
(After C. E. Hartt. 1965. Plant Physiol. 40:74)

حفظ الجذور فى درجة حرارة أعلى من درجة حرارة المجموع الخضرى يزداد النقل للجذور وينقص النقل إلى القمة. عند قلب هذه الوضعية – درجة حرارة المجموع الخضرى أعلى من درجة حرارة الجذور – يزداد النقل إلى القمة وينقص النقل إلى الجذور (شكل 9-11). من شكل 9-11 بامكان المرء أن يفترض أن جذور وقمم قصب السكر تكون «أحواض» تستهلك السكريات المنقولة من الورقة المعاملة. الأنشطة التنفسية لأجزاء النبات هذه تزداد بإزدياد درجة الحرارة. بناءاً عليه الزيادة فى درجة حرارة الجذر عن درجة حرارة المجموع الخضرى ستزيد من النقل فى الإتجاه السفلى. النقل فى الأتجاه العلوى سيزداد بارتفاع درجة حرارة المجموع الخضرى عن درجة حرارة الجذر.

تأثير درجة الحرارة على مناطق المصدر (نصل الورقة مثلا) والحوض (اعضاء التخزين مثلا) تعكس بصفة رئيسية تأثير الحرارة على معدل النقل. أى أن تأثير الحرارة على تفاعلات الخلايا ذات العلاقة بافراز السكر فى الأنابيب الغربالية عند المصدر وإلى خارج هذه الأنابيب عند الحوض يتحكم بصفة رئيسية فى معدل النقل. هذه النتيجة تم اظهارها بإبداع باجراء تجارب على بنجر السكر (29،78). عند تبريد مناطق الحوض لهذا النبات إلى درجة حرارة 1°م يهبط معدل نقل نواتج البناء الضوئى المتميزة بـ ^{14}C إلى معدل ثابت جديد يساوى تقريبا 35 إلى 45% من المعدل الأصلى (29). عند ايقاف التبريد يستعاد بسرعة المعدل الأصلى. حقيقة أن النقل يستمر بمعدل ثابت لكنه بطيء، بالرغم من تبريد مناطق الحوض إلى 1°م يحتمل أن يعود إلى الإفراز النشط لنواتج البناء الضوئى إلى داخل الأنابيب الغربالية عند منطقة المصدر الغير مبردة وبناء عليه الغير مُعَرْقلة.

عند استخدام حرارة منخفضة (1-2°م) فى غير مناطق المصدر والحوض (عنق الورقة مثلا) تم الحصول على نتائج مختلفة تماما. عند تبريد ما طوله 2سم من عنق ورقة ما إلى 1°م مع حفظ بقية النبات عند 30°م ينخفض معدل نقل نواتج البناء الضوئى ^{14}C- بسرعة. إلا أنه بعد فترة تكيف حرارية مناسبة، يستعاد



شكل 9-12: المنهج الزمنى لمعدّل النقل محسوباً كتجمع للكربون في الحوض الكلي (كل الأجزاء البعيدة عن المنطقة المبردة) لكل دقيقة، لكل ١ دم° التوقيت صفر = بداية استعمال $^{14}CO_2$. منطقة العنق بردت إلى درجة 1-2 م° بداية من التوقيت 130 إلى 410 دقيقة.

(After C.A. Swanson and D.R. Geiger. 1967. Plant Physiol. 42:751.)

المعدل الأصلى. عند هذه المرحلة إعادة تدفئة عنق الورقة إلى 25°م لهـا تأثيـر بسيط، إذا وجد مثل هذا التأثير أصلا، على معدل النقل (شكل 9-12).

نظراً لأن بنجر السكر قادر على تَكْييـف منظومـة نقلـه اللحائيـة للظـروف الباردة، سمى نباتا مقاوما للصقيع Chilling resistance plant. من الناحية الأخرى نباتات مثل الفاصوليا التى تظهـر بهـا عرقلـة واضحـة للنقـل فى اللحـاء تحت الظروف الباردة (1-2°م) تسمى نباتات حساسة للصقيع. هناك من البراهيـن ما يبين أن تصقيع هذه النباتات يعرقل النقل نتيجة لغِلْق طبيعى للأطباق الغرباليـة. وليس لعرقلة مباشرة لأى من تفاعلات الخلايا المحركة للنقل.

حالة مشابهة إلى حد ما لوحظت فى نباتات القطن عند تعريضها إلى حرارة مرتفعة. فى هذه النباتات لوحـظ تكويـن الكالـوز callose فى عنـاصر الأنابيـب الغربالية وذلك عنـد تعـرض النباتـات إلـى درجـة حرارة أعلـى من 40°م لمـدة 15دقيقة فقط (53،69). الكالوز المتكون نتيجـة للسخونـة يبـطء النقـل لتكوينـه اختناقات فى فتحات الأطباق. يمكن بعد اعادة النبات إلى درجة حرارة أدنـى استعادة مناسيب النقل العادية فى خلال ستة ساعات.

جدول 4-9 : نسبة الوزن الجاف للجذر/المجموع الخضرى لنبات القمح موضحة زيادة مع زيادة شدّة الإضاءة. هذا يوضح أن النقل إلى الجذر بالمقارنة مع المجموع الخضري يزداد بزيادة شدّة الإضاءة.

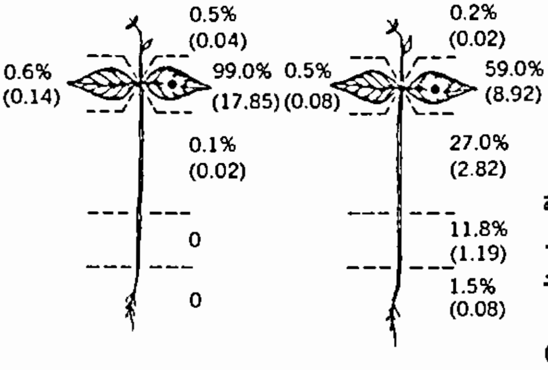
شدّة إضاءة قدم/شمعة	نسبة جذر/مجموع خضري
200	0.14
500	0.17
1000	0.27
1750	0.32
2500	0.32
5000	0.43

Data of D.J. C. Friend, V.A. Helson, and J.E. Fisher, as reported by C. D. Nelson, 1963. In Environmental control of plant growth. Academic Press, New York.

الضـوء Light : فى فصل لاحق سيتضح أن تحويل CO_2 إلى مركبات عضوية يزداد بزيادة شدة الإضاءة. نسبة الوزن الجاف للجذر / المجموع الخضرى تزداد بزيادة شدة الإضاءة مما يدل على أن النقل إلى الجذور بالمقارنة بالمجموع الخضرى يزداد بازدياد شدة الإضاءة (جدول 4-9).

فى نبات فول الصويا درس نيلسون وجورهام Nelson and Gorham (60) نقل النواتج المشعة لتفاعلات الخلايا فى الضوء وفى الظلام وتحصلا على نتائج شيقة. أولا مكنّا نباتى فول الصويا من البناء الضوئى فى جو يحتوى على $^{14}CO_2$ لمدة 15 دقيقة بعد ذلك تُرك أحد النباتين فى الضوء لمدة 3 ساعات إضافية. النبات الآخر وضع فى الظلام ولمدة 3 ساعات أيضا. عند تحليل أجزاء النبات وجد أن نباتات الضوء نقلت فى 3 ساعات حوالى 2% من مجموع اشعاعها إلى قمة الساق و 4,4% إلى الجذور. من الناحية الأخرى نباتات الظلام نقلت فى 3 ساعات 0.5% فقط من مجموع إشعاعها إلى قمة الساق بينما كان نصيب الجذور 16,5% . بالإمكان الإفتراض إذا أن النقل إلى الجذور فى الظلام أكثر من النقل إلى الجزء الخضرى.

نيلسون وجورهام Nelson and Gorham درسا أيضا نقل محلول السكروز المشع المحمل على أنصال أوراق نباتات فول الصويا. مكنا نباتين وضع أحدهما فى الظلام والآخر فى الضوء من نقل سكروز ^{14}C لمدة 14 ساعة. نتائج هذه التجربة مبينة فى شكل 9-13.



شكل 13-9 : إنتقال نواتج الأيض المميزة بـC^{14} تحت تأثير ظروف الضوء والظلام. النتائج مبينة كنسبة مئوية لـC^{14} المستعاد recovered.

(After C.D. Nelson and P.R. Gorham, 1057. Can. J. botany 35:339.)

من الأهمية بمكان أن نلاحظ أن 1% فقط من الإشعاع نقل من الورقة خلال 14 ساعة من الإضاءة بينما نُقِل 40% من الإشعاع إلى الجذور خلال الفترة المظلمة يظهر أن السكريات الموضوعة على سطح الورقة تنقل ببطء فى الضوء. مرة ثانية يظهر أنه فى الظلام يفضل بكل تأكيد النقل إلى الجذور.

بينت الدراسات أن معدلات النقل قد تأثر بنوعية الإضاءة المعرض لها النبات. وجد هارت Hartt (36) أن انتقال نواتج البناء الضوئى المشعة فى انصال منزوعة لقصب السكر يزداد فى وجود الضوء الأحمر أو الأزرق. ملاحظات هارت هذه يؤيدها جزئيا إكتشاف أن الضوء الأحمر يسهل أيضا امتصاص رِيش plumules نبتات البزلاء المنماة فى الظلام لسكروز -^{14}C.

معوقات الأيض Metabolic inhibitors : تبين أن معوقات الأيض تعوق انتقال الكربوهيدرايت (34، 43، 83، 87). بعض من المعوقات المستعملة يشمل 2، 4 داينتروفينول (DNP)، أرسينايت، أزايد، حامض أيوداستيك، فلورايد، وهيدروجين سينايد. من الصعب جداً أن نقدر، على أية حال، فيما إذا كان المعوق يؤثر على عناصر التوصيل أو على أيض الخلايا الممونة والمُسْتَقْبِلة. من الممكن أن يُنقل المعوق إلى خلايا البناء الضوئى فى النسيج الوسطى للورقة، حيث يعيق نقل نواتج البناء الضوئى من خلية إلى خلية وبالتالى إلى عناصر اللحاء الموصلة. بالمثل يمكن لمعوق أيض أن ينقل إلى الخلايا المستقبِلة أو «الأحواض» حيث يعيق وضع نواتج الأيض المنقولة. فى كلا الحالتين تحدث

عرقلة لمعدل النقل. حقا لقد راجع إسْوانسون هذا الموضوع (75) وأدعى أن نتائج استعمال المعوقات تبين أن معدلات النقل هي أكثر دلالة على أيض الأنسجة الممونة والمستقبلة من أيض الخلايا الموصلة نفسها. بينت تجارب استعمل فيها نبتات فاصوليا الصويا (43) والخروع (43) بقوة أن إعاقة DNP للنقل سببه تأثير DNP على عملية الأيض المرتبطة بانتقال نواتج البناء الضوئي إلى داخل وإلى خارج الأنابيب الغربالية. في هذه الدراسات يظهر أنه لا تأثير لـ DNP على النقل في الأنابيب الغربالية.

سيج وسوانسون (72) وضحا أيضا أن النقل اللحائي في القرع، بعد فترة تكيف قصيرة، يتقدم بطريقة طبيعية خلال منطقة من نسيج عنق ورقة تحت ظروف لا هوائية. يدل هذا وللمرة الثانية أن المعوقات الأيضية مثل السيانايد لا تعوق النقل اللحائي بتأثيرها على أيض العناصر الموصلة ولكن لكونها تنقل إلى جهة المصدر أو الحوض حيث تعوق عمليات البناء الضوئي، التحميل، والتفريغ.

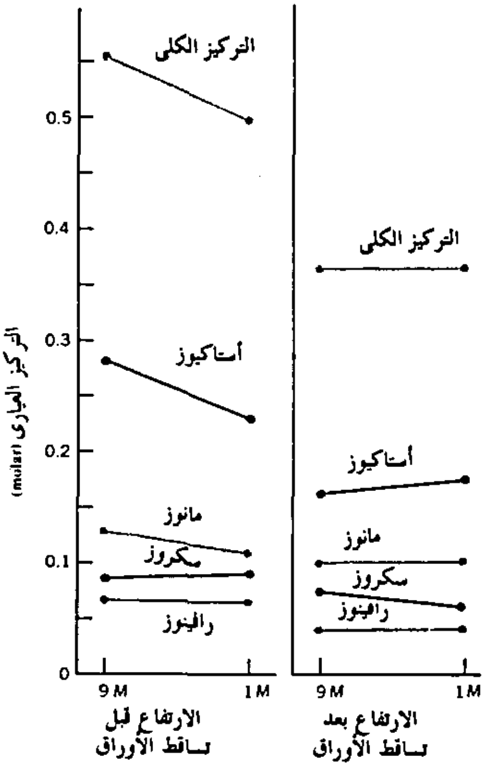
يجب أن لا ننسى، على أية حال، أن عناصر الأنابيب الغربالية حية مادامت فعالة. لذلك لا يمكن للمرء أن يلغي إمكانية الإرتباط بين عمليات انتاج الطاقة والنقل في الأنبوب الغربالي. راجع كيرسانوف Kursanov (44) هذا الموضوع وأكد على دور الأيض في النقل اللحائي. بمعرفتنا لهذا ليس من الصعب إذا أن نفترض وجود تأثير جزيء على الأقل للمعوقات الأيضية على النقل من خلال تأثير مضاد ومباشر على أيض العناصر الموصلة.

تدرجات التركيز Concentration grdients : يُعتقد عموما أن اتجاه انسياب السكر في الأنابيب الغربالية هو بمحاذاة تدرج متناقص لمجموع تركيزات السكر. بينت أبحاث مايسون وميسكال المبكرة أن انتقال السكر في نبات القطن (50، 51) يتبع «نظام انتشاري» أي أنه توجد مطابقة بين معدل النقل وتدرج السكر في القلف. وجدا أن اتجاه النقل هو دائما من منطقة عالية التركيز إلى منطقة منخفضة التركيز. هذان الباحثان وجدا أيضاً أن نزع الأوراق يسبب اختفاء تدرج السكر. انظر أيضا مراجعة ميسون وفيليس Mason and Phillis (52).

فى أبحاث حديثة وجد زيميرمان (88، 89، 90، 91) Zimmermann أن تدرجات التركيز فى نبات الرماد الأبيض 0,01 مول/م تقريبا وإيجابى فى الإتجاه السفلى للجذع. اظهرت تجارب نزع الأوراق التى أجراها زيميرمان نتائج شيقة. كما هو الحال فى اعمال ميسون وماسكيل Mason and Maskell، تنحية التموين الكربوهيدراتى سبب اختفاء تدرج السكر فى منظومة الأنابيب الغربالية. على أية حال، بعض تدرجات التركيز لسكريات منفردة اصبح سلبيا (شكل 9-14).

أهمية تدرجات تركيز السكر فى النقل اللحائى ستحضى بنقاش أكثر فى الأجزاء اللاحقة ذات العلاقة بمكانيكية النقل.

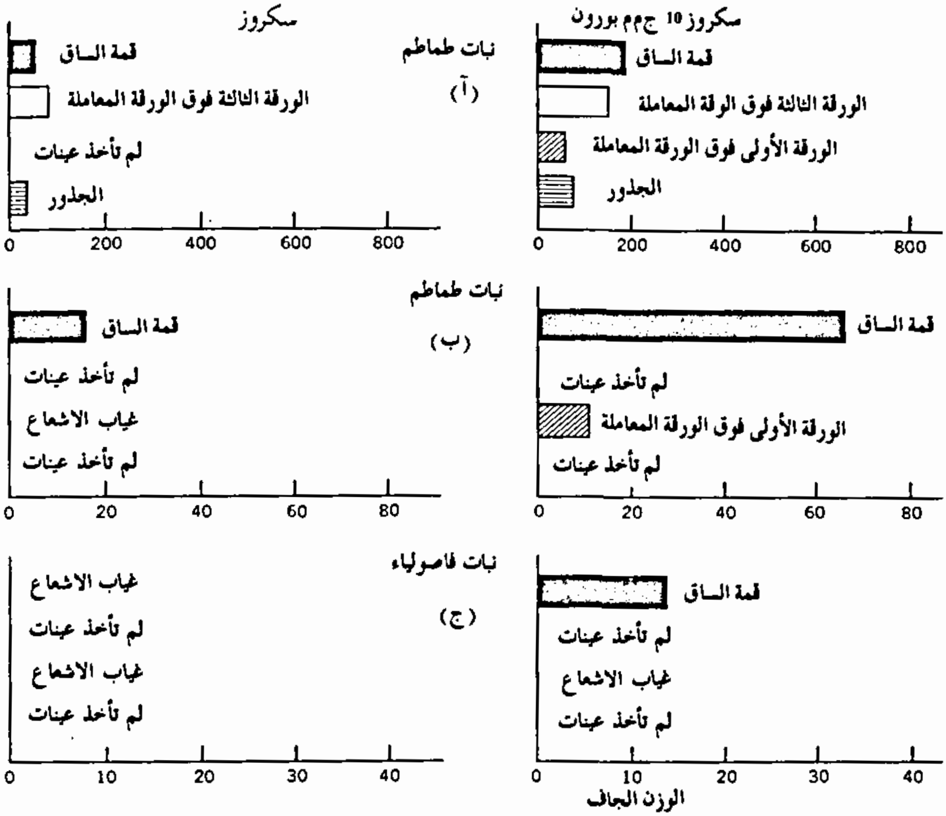
النقص المعدنى Mineral deficiencies: ربما أهم عمل يخص دور المعادن فى النقل اللحائى هو ما انجز باستعمال البورون. قوتش ودجر Gauch and Dugger (28) وجدا أن امتصاص ونقل السكروز بواسطة ورقة نبات فاصوليا أو طماطم مغمورة



شكل 9-14: تدرجات التركيز على طول جذع شجرة الرماد الأبيض Fraximus americana قبل وبعد تساقط الأوراق. لاحظ اختفاء التدرجات كنتيجة لتساقط الأوراق. بعض التدرجات أصبحت سالبة بمقادير بسيطة.

(After M.H. Zimmermann. 1958. Plant Physiol. 33:213.)

في محلول سكروز -^{14}C يُسّهل كثيراً بإضافة البورون إلى المحلول (شكل 15-9). طبقا لهؤلاء البحاث يتكون مركب متأين بين البورون والسكروز والذى يتحرك خلال غشاءات الخلية بسهولة أكثر من السكروز المتحرر من البورون. ما يدعم هٰذه النتائج هو الدراسات التى أجريت على النقل فى نباتى الطماطم (73) وعباد شمس مكتفية وغير مكتفية من البورون (47) ومعرضة لـ $^{14}CO_2$. فى كلا الدراستين كميات أكثر من ^{14}C المثبت نقلت فى النباتات المكتفية من البورون.



شكل 15-9 : شدّة إشعاع C^{14} فى أعضاء النبات المختلفة كنتيجة لانتقال السكروز المشع (أو نواتجه المتحللة مائياً) من ورقة سفلية غمرت في محلول سكروز مشع أو سكروز مضاف إليه بورون. (آ) نبات طماطم زرعت فى رمل خال من البورون وعرضت لـ48 ساعة ظلام قبل وخلال المعاملة. (ب) نباتات طماطم زرعت في تربة محتوية على محلول مغذى كامل ثم حفظت فى الضوء. (ج) نباتات فاصوليا زرعت فى تربة تحتوى على محلول مغذى كامل ثم عرضت لظلمة مدتها 48 ساعة قبل وخلال المعاملة.

(After H.G. Gauch and W.M. Dugger, Jr. 1953. Plant Physiol. 28:457.)

هناك ما يبرهن على أن البورون ينقص التحول الأنزيمى للجليكوز -1- فوسفيت إلى نشأ (18). مثل هذه الفعالية للبورون توفر للنقل كميات سكر أكثر. مايدعم مثل هذا الدور للبورون فى النباتات هو ما أظهرته دراسة بالمجهر الإلكترونى اجريت على نباتات عباد شمس غير مكتفية من البورون (48). فى هذه الدراسة حدثت زيادة ملحوظة فى نشأ البلاستيدة الخضراء لنباتات عباد شمس بعد ثلاثة أيام فقط من تنحية البورون من المحلول الغذائى الممون لنموهم.

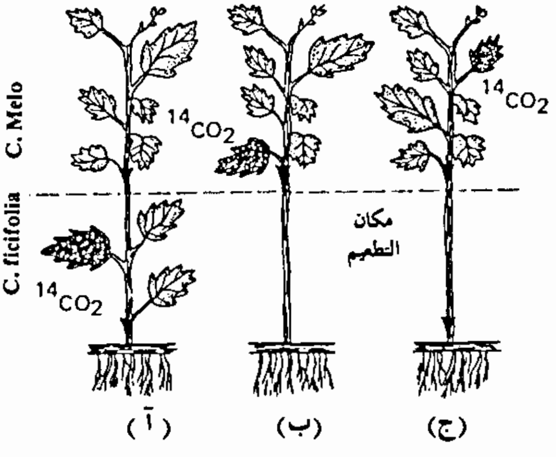
السكروز ليس بالمركب الوحيد الذى يساعد البورون نقْلَه. مُنظِّمات النمو حامض 4،2 – دايكلورفينوكسى أستيك، حامض اندول أستيك، حامض 2،4،5 ترايكلوروفينوكسى أستيك، وحامض α – نافتالين أستيك عند وضعها مع السكروز على أوراق نبات الفاصوليا تنقل بكفاءة أكثر فى وجود البورورن (55).

بإستثناء تأثيرات البورون الملحوظة جداً، لا يعرف إلا القليل عن تأثير النقص المعدنى على النقل اللحائى. نقص الفوسفور أُقْتُرِحَ كمؤثر مضاد لنقل حامض 4،2 دايكلوروفينوكسى أستيك (67) والفوسفور (42) من الصعب أن نقيم فيما إذا كان نقص الفوسفور يؤثر على النقل اللحائى بحد ذاتة أو يؤثر من خلال تحويره لأيض الأنسجة الممونة والقابلة. حقا، لقد أقترح أحد البحاث (74) أن تأثير البورون على نقل السكر ربما يكون غير مباشر أكثر منه مباشر كما اقترح جوش ودَجَرْ. طبقا لإسكوك Skok (74) تأثير البورون على نقل السكر يرجع لكونه ضرورى للنشاط الخلوى فى المرستيمات القمية أكثر من كونه يسّهل مباشرة الإنتشار خلال الأغشية عن طريق تكوين مركب السكر – البوريت.

الهرمونات Hormones : الهرمونات النباتية مرتبطة إرتباطاً وثيقا مع مراكز نمو النبات الفعالة ولذلك فلها، على الأقل، تأثير قوى غير مباشرة على النقل اللحائى. الهرمونات النباتية تُنبه النمو الخلوى والنسيجى ولذلك فهناك حاجة ماسة إلى نواتج الأيض المنقولة كمكونات بناء وطاقة. يعتقد الكثير من البحاث أن أيض مراكز النمو هذه (أحواض) لها تأثير قوى على النقل.

تم الحصول على القليل جداً من المعلومات عن التأثيرات المباشرة للهرمونات النباتية على النقل. على أية حال دلت نتائج دى ستيجتر De Stigter (17) على تأثير هرمونى مباشر على النقل اللحائى فى نباتى Cucurbita ficifolia و Cucumis melo. تطعيم C. melo على C. ficifolia ينجح فقط فى حالة احتفاظ النبات المطعَّم (stock) بأوراقه شكل (16-9أ) السبب فى هذا يمكن توضيحه باستعمال $^{14}CO_2$. كما هو مبين فى شكل (16-9 ب)، مكونات البناء الضوئى فى أوراق c. melo لا تنقل إلى النبات المطعم. إلا أنه ما على المرء إلّا أن يطعِّم النبات المطعِّم «scion» وهو C. melo بورقة من النبات المطعّم C. ficifolia لمنع إعاقة النقل. إذا نقلت مكونات البناء الضوئى من الورقة المطعِّمة والنبات المطعِّم بدون عرقلة إلى الجذور ينجح التطعيم شكل (16-9 جـ). تبين تجارب دى ستيجتر هذه أن بعض الهرمونات الموجودة فى الأوراق ربما تكون ضرورية لنقل لحائى ملائم.

لقد اصبح ظاهراً وباستمرار أن النقل اللحائى تتحكم فيه، على الأقل جزئيات الهرمونات الطبيعية للنبات مثل السيتوكاينينات cytokinins، حامض إندول -3- أستيك (IAA)، وحامض الجيريلين (GA). كايناتين، ستيوكاينين مُحَضّر فى المختبر synthetic، يظهر أنه يؤثر فى نقل المركبات النيتروجينية الذائبة (58). إذا نزعت ورقة Nicotiana rustica من النبات تحدث هجرة للمركبات النيتروجينية



شكل 16-9 : التأثير المحتمل المباشر للهرمونات النباتية على النقل (آ) تطعيم C. melo على C. ficifolia مورقة. ينجح التطعيم ويحدث الإنتقال بشكل طبيعى. (ب) تطعيم C. melo على C. ficifolia منزوعة الأوراق. لا ينتج التطعيم نظراً لإعاقة نقل مكونات البناء الضوئى من C. melo إلى C. ficifolia. منزوعة الأوراق ولكن مع وجود ورقة واحدة لـC. ficifolia مطعّمة على C. melo ينتج التطعيم ويحدث نقل مكونات البناء الضوئى بشكل طبيعي.

الذائبة من النصل إلى عنق الورقة. لهذا السبب لايحدث تكوين للبروتين فى النصل، ويصفر بسرعة. إلّا أنه إذا رش النصل بالكايناتين يبقى مخضراً أى أن هجرة مركبات النيتروجين الذائبة من النصل إلى عنق الورقة قد عُرقلت. ما هو أكثر من ذلك أنه إذا رش نصف النصل فقط بالكايناتين تحدث هجرة للنيتروجين الذائب من النصف الغير مرشوش إلى النصف المرشوش. بمعنى آخر الكايناتين يزيد من تجمع النيتروجين الذائب.

إذا أزيلت قمة نبات بازلاء أو فاصوليا ووضعت عجينة لانولين lanolin على السطح المقطوع، كمية صغيرة فقط من الفُسفيت -^{32}P أو السكروز -^{14}C المعامل بها الجزء السفلى من الساق تتجمع فى السلامية المنزوعة القمة. إلّا أن وجود IAA فى عجينة اللانولين يسبب تأثير منبهاً ملحوظا على تجمع المركبات المشعة فى السلامية منزوعة القمة (68،6). تحت ظروف مشابهة تأثير كل من الكايناتين أو GA بسيط. عند أخذنا فى الإعتبار فقدان فعالية الكايناتين أو GA فى هذا المجال، من المدهش أن نجد أن التأثير المنبهة IAA على النقل اللحائى يُسهّل كثيراً بالإستعمال المتزامن لأى من هذين المركبين. المدى الزمنى لتجمع ^{32}P فى السلميات المزوعة القمة إستجابة لإستعمالات هرمونية مبين فى (شكل 17-9).

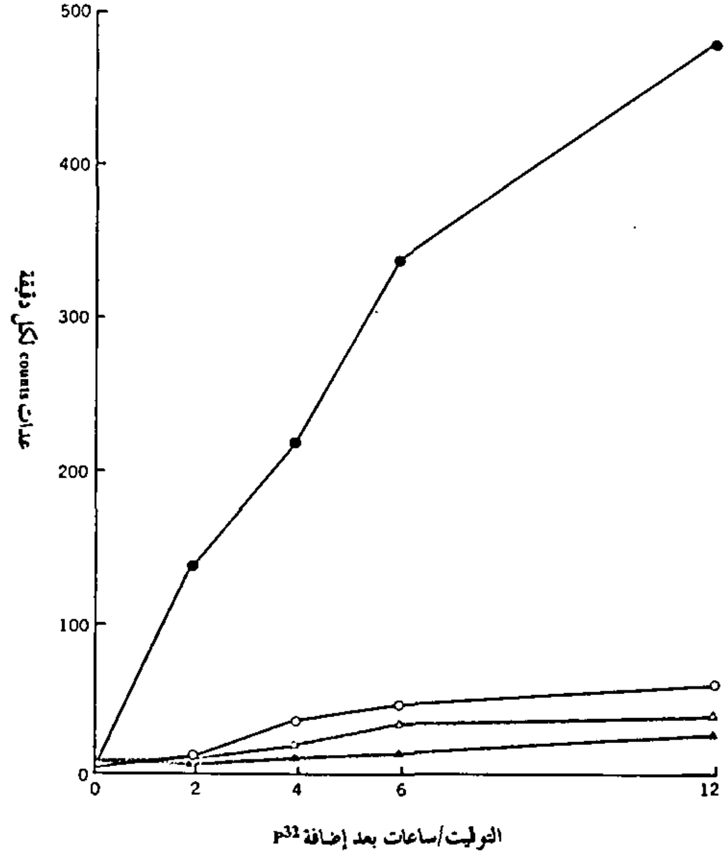
نتائج مشابهة إلى حد ما تحصل عليها هيو وجماعته Hew et al (38) باستعمال نباتات فاصوليا السويا. أزالو المرستيم القمى لفاصوليا السويا، وأحلو محله محلول مائى من IAA أو GA، بعد ذلك عرضو ورقة أولية لـ $^{14}CO_2$ لمدة 30 دقيقة. بالكشف عن توزيع ^{14}C فى اجزاء النبات المختلفة تبين أن كل من IAA و GA زادا من المقدار الكلى لمكونات البناء الضوئى ـ ^{14}C المنقولة وزاد من معدل نقلهم.

عند معاملة جذور العنب بـ بينزايل أدينين benzyladenine (BA)، سيتوكاينين، تحدث زيادة كبيرة فى كمية مكونات البناء الضوئى ـ ^{14}C المنقولة إلى الجذور من الأوراق المعرضة لـ $C^{14}O_2$ (70). ماهو أكثر من ذلك هو أن كمية الأحماض الأمينية، الأحماض العضوية، والسكريات المميزة بـ^{14}C المنقولة إلى الجذور

المعاملة تزداد أيضا مما يدل أن BA (أوسيتوكاينينات عموما) لها تأثير مُسهِّل عام على حركة عدد من المركبات المختلفة فى النبات.

ميكانيكية النقل اللحائى MECHANISMS OF PHLOEM TRANSLOCATION

أى من النظريات التى تشرح ميكانيكية النقل فى اللحاء لم تحض، بمفردها، بقبول عام. ربما يرجع السبب فى ذلك أنه لم تقدم أى مكانيكية بإمكانها الأخذ فى الإعتبار كل الملامح المختلفة للنقل اللحائى. إلا أن مكانيكيات عديدة



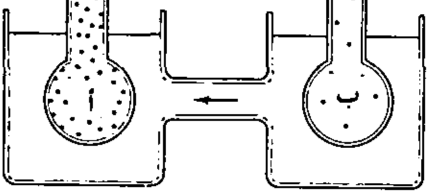
شكل 17-9 : المنهج الزمنى لتجمع إلـP^{32} في سلاميات فوصولياء منزوعة القمم كإستجابة لـIAA (●) GA (○) وكاينتين (△). المراقبة control(▲).
(After A.K. Seth and P.F. Wareing. 1967. J. Exptl. Bot. 18:65.)

مختلفة شُرحت ودافع عنها مؤيدوها بطرق متنوعة. سنناقش إثنان منها، افتراضية الإنسياب الكتلى أو الضغطى وافتراضية التجدول البرتوبلازمى.

افتراضية الإنسياب الكتلى أو الضغطى Mass or pressure flow hypothesis

كان أول من شرح الأسس الفسيولوجية لافتراضية الإنسياب الكتلى أو الضغطى هو مونخ فى سنة 1930 وقد بنى افتراضيته هٰذه على أساس وجود تدرج فى ضغط الإنتفاخ المائى بين الأنسجة الممونة والأنسجة المستقبلة. يعتقد أن نواتج الأيض تنْقل بدون تحكم أيضى فى الاتجاه الموجب للتدرج. بتعبير آخر هناك فى منظومة الإنسياب الضغطى إنسياب للمذيبات والماء وحيد الإتجاه خلال القنوات الغربالية مدفوعا بضغط انتفاخى مائى تدرجى. كمثال دعنا نتبين التجربة المرسومة فى (شكل 9-18).

لنفترض أن آ و ب هما مقاييس اسموزية osmometers منفذان للماء فقط. بعد ذلك لنفترض أن المقياس الأسموزى أ يحتوى على تركيز من المذيبات أعلى من ب وأن كلا من المقياسين الأسموزيين مغمورين فى الماء. المقياسان الأسموزيان والحوضان المائيان كلاهما له توصيلات مفتوحة ذات مقاومة بسيطة لإنسياب المذيبات والماء. حيث أن هذه التجربة منظومة مغلقة وجدران المقياسان الأسموزيان متميزو النفاذية سيدخل الماء إلى أ ، ب مسببا فى تكون ضغط انتفاخى مائى. على أية حال سيكون للمقياس الأسموزى أ ضغط انتفاخى مائى أعلى نظراً لإحتوائه على تركيز من المذيبات أعلى، وهٰكذا الضغط



شكل 9-18 : منظومة فيزيائية بسيطة توضح افتراضية الضغط الانسيابى أو الكتلى. الكتاب يحتوى مزيداً من الشرح.

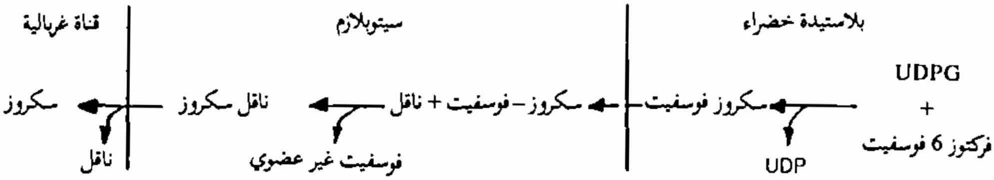
العالى سينقل خلال كل المنظومة بفضل التوصيلات المفتوحة بين المقياسين الأسموزيين. إذا كانت جدران أ ، ب مطاطة بتجانس، سيتكون عجز ضغطى إنتشارى سلبى فى ب نتيجة لما ذكر اعلاه. وهكذا تخلق منظومة ذات حركة دائرية. سَيُدْفَع الماء بما يحمله من مذيبات للإنسياب من أ إلى ب. الماء يُدْفَع إلى خارج ب بفضل الضغط الإنتشارى السلبى المتكون والذى تعاد حركته الدائرية عن طريق التوصيلات المفتوحة بين حوضى الماء. من ثم فان أ هو المقياس الأسموزى الممون وأن ب هو المقياس الأسموزى المُسْتَقْبِل.

إذا طبقنا المنظومة المذكورة أعلاه على النبات، أ ستمثل الخلايا الممونة للورقة و ب الخلايا المستقبلة لبعض أعضاء النبات (مثل الجذر). الروابط الموصّلة بين المقياسين الأسموزيين والحوضين المائيين تمثل القنوات اللحائية والخشبية على التوالى.

بوجود هذه الصورة بامكاننا أن نرى كيف يمكن للسكريات أن تُنقل من الأعضاء الممونة إلى المُستقبلة من غير استهلاك طاقة النبات. إلا أنه من الصعب التوفيق بين نظرية الإنسياب الضغطى والعديد من الحقائق الراسخة ذات العلاقة بمنظومة النقل اللحائى.

بادى دى بدء أحد متطلبات النقل هو أن تكون العناصر الغربالية حية لتقوم بالنقل. بالإضافة، الحرارة والمعوقات الأيضية يؤثران فى النقل بنفس الطريقة تقريبا التى يُؤثران بها على العمليات الفسيولوجية الأخرى (شكل 9-9). هذه الحقائق تدل على أن نقل نواتج الأيض عملية مَحْكُومة وتتطلب استهلاك فى الطاقة على حساب عناصر الأنابيب الغربالية. إلا أن مؤيدو ميكانيكية الضغط الإنسيابى يشيرون إلى أن الحرارة والمعوقات الأيضية تؤثر على الأيض الأساسى لعناصر الأنابيب وليس على النقل فى حد ذاته. يشيرون أيضا إلى أن الفعالية الأيضية هى فى وضع ضعيف جدّاً فى عناصر الأنابيب الغربالية الناقلة بفعالية وأن عدم وجود النواة يدل على أن الطاقة الأيضية ليست بعامل مشارك فى النقل اللحائى.

كما أشار إسوانسون Swanson (75)، أنه من المعترف به عموما أن انتقال السكريات من كلورنشيمة الورقة إلى داخل عناصر الأنابيب الغربالية ربما



شكل 19-9 : الميكانيكية الممكنة لنقل السكروز وزمن البلاستيدة الخضراء إلى الأنابيب الغربالية.

يحدث ضد تركيز تدرجى. إذاً حركة المذيبات من خلية إلى خلية فى انسجة الورقة والتفريغ النهائى للمذيبات فى داخل عناصر الأنابيب الغربالية يمكن اعتبارها عملية فعالة تتطلب طاقة. البحوث الحديثة اقترحت عل أنه قد يكون لفوسفات السكر ولمنظومة نقل فعال، دخل فى ذلك. ما تم الحصول عليه من أن اوراق بنجر السكر تحتوى على كميات مهمة من فوسفات السكروز (8) وأن ATP يسرع من حركة الفوسفيت من خلايا الميزوفيل إلى اللحاء (45) تقترح بكل تأكيد على أن فسفرة السكريات لربما تكون عامل مهم لإنتقالهم عبر الأغشية الخلوية. إذا فالفسفرة ربما تُسهِّل نقل السكروز عبر الأغشية، أو ربما تنشط جزئيات السكروز ممكنة إياها من الإتحاد مع الناقل لتكون مركبا يستطيع عبور الأغشية الخلوية بسهولة (44). الممر الذى ربما من الممكن أن يسلكه السكروز من البلاستيدة الخضراء إلى عناصر الأنابيب الغربالية مبين فى شكل (19-9). إمتصاص الخلايا المستقبلة للسكريات الآتية من القنوات اللحائية يعتقد أيضا أنه يتم عن طريق عملية فعالة – قد تكون مشابهة إلى حد ما لنقل السكريات إلى داخل القنوات اللحائية. وهكذا نرى أنه يوجد جدل قوى ضد كون النقل اللحائى عملية غير ايضية تماما كما شرحها مونخ فى البداية. على الأقل الطاقة ضرورية لامتصاص عناصر الأنابيب الغربالية للسكريات ولإلتقاط الخلايا المستقبلة لهذه السكريات من عناصر الأنابيب الغربالية.

إفراضية الضغط الإنسيابى تتمشى فقط مع انسياب وحيد الإتجاه لنواتج الأيض. على أية حال من المقبول عموما أن الحركة ثنائية الإتجاه تحدث فى النباتات. الحركة ثنائية الإتجاه لا يمكن أن تحدث فى نفس القناة اللحائية same phloem duct فى داخل الحدود الطبيعية التى شرحتها افتراضية الضغط

الإنسيابى. إلّا أن كرافتس Crafts (11) أقترح أن الورقة ربما تخدم حوضين احدهما فى اتجاه القمة والآخر فى اتجاه الجذور. هذا يعنى أن نواتج الأيض تنتقل من الورقة عبر قنوات لحائية منفصلة. هكذا تتكون الحركة ثنائية الإتجاه ولكن فى قنوات لحائية منفصلة. هذا ممكن تحت ظروف منظومة الإنسياب الضغطى.

أيضا دراسات النقل اللحائى انتجت براهين قيمة مدعمة لنظرية الإنسياب الضغطى. كما ذكر سابقا تدرجات تركيزية إيجابية وجدت فى سيقان عدد من النباتات (50، 51، 87، 90، 91). اختفاء هذه التدرجات عند تساقط اوراق النبات يدعم مفهوم الإنسياب الضغطى. الملاحظة الشائعة لعصارة اللحاء المنسابة من قطع فى الساق، بسرعة فى البداية ثم بمعدل ثابت، توضح أن عناصر الأنابيب الغربالية هم، فى الحقيقة، تحت ضغط. أيضا حقيقة أن حجم المادة المنسابة يزيد بكثير عن حجم أى انابيب غربالية مقطوعة فى نفس مكان القطع يظهر أن المادة المنسابة قد تم نقلها عبر مسافة طويلة.

عند الأخذ فى الاعتبار البراهين المؤيدة والمعارضة لمفهوم الإنسياب الضغطى سنبقى فى شك بالنسبة لكيفية عمل هذه الإفتراضية كما فهمها مونخ أصلا. الإتجاه الحديث هو حصر مفهوم الإنسياب الضغطى فى الأنابيب الغربالية فقط، متقبلين حقيقة أن الطاقة متطلبة لإمتصاص عناصر الأنابيب الغربالية للسكريات ولإلتقاط الخلايا المستقبلة للسكريات من هذه العناصر.

افتراضية التجدول البروتوبلازمى Protoplasmic streaming hypothesis

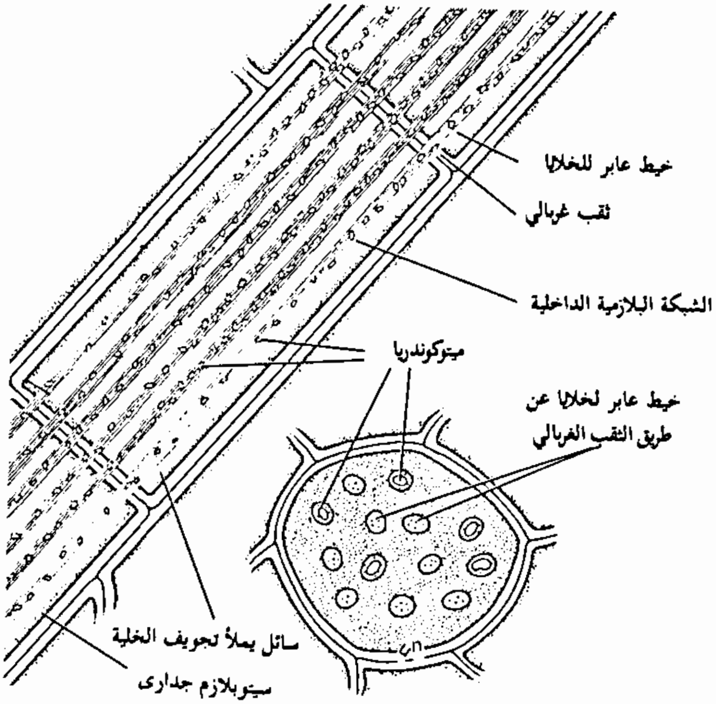
أى شخص فحص مجهريا شعيرة جذر أو بشرة حية، لا يمكنه أن ينسى بسهولة مشهد تحرك البرتوبلازم الحى. نحن لا نفهم ميكانيكية هذه الحركة بالرغم من أننا نعرف أن العوامل المؤثرة فى العمليات الفسيولوجية تؤثر بصفة عامة فى حركة البرتوبلازم فى الخلية. أيضا من الملاحظات الشائعة فى الخلايا الحية وجود مواد حبيبية كبيرة الحجم نسبيا والتى يظهر انها تنقل مع البُرتوبلازم المتحرك بفعالية. هذا يدل، على الأقل، أن البرتوبلازم قادر على تحريك مقادير كبيرة نسبيا من المواد الصلبة من احد اطراف خلية ما إلى الطرف الآخر.

كان أول من شرح التجدول البرتوبلازمى هو دىفرية De Vries فى سنة 1885 كوسيلة لنقل المذيبات فى النبات. تعنى هذه النظرية فى الأساس أن جسيمات المذيب المحمولة فى سيتوبلازم عنصر الأنبوبة الغربالية الدوار تُحمل من أحد أطراف الخلية إلى الطرف الآخر. يفترض أن هذه الجسيمات تمر عبر الأطباق الغربالية بانتشارها خلال الخيوط السيتوبلازمية الموصّلة لأحد العناصر بالآخر.

كان لإفتراضية التجدول البرتوبلازمى مؤيدون كثيرون منذ أنشأها دى فريه. اهم المدافعين عنها هو الفسيولُوجى النباتى الأمريكى أوتس كيرتس Otis Curtis. الذى أشار إلى أن (16،15) التجدول يمكن أن يعول عليه فى الحركة السريعة لكميات كبيرة من نواتج الأيض وللإنسياب ثنائى الإتجاة المتزامن لهذه النواتج.

على أية حال، قوبلت نظرية التجدول البرتوبلازمى فى السنوات الحديثة بتأييد بسيط. أقوى أعتراض لهذا المفهوم هو أن حركة المذيبات بهذه الطريقة تتطلب سيتوبلازم فعّال أيضيا metabolically active cytoplasm. كما ذكر سابقا سيتوبلازم العنصر الأنبوبى الغربالى كامل النمو والقائم بمهامه هو غير فعال أيضيا وخال من النواة. من الناحية الأخرى لوحظ التجدول البروتوبلازمى فى عناصر الأنابيب الغربالية كاملة النمو (10،79،80 ⁻ 81). إلى حين قيام ثين وكانى Thaine and Canny بأبحاثهما لم يلاحظ التجدول البروتوبلازمى مطلقا فى العناصر الغربالية كاملة النمو وهذا الحقيقة وقفت كنقد قوى لافتراضة التجدول البروتوبلازمى. عاملين باستقلالية كلا الباحثان لاحظا فى نسيج عنق ورقة حضر بعناية، أن القنوات اللحائية تتخللها خيوط سيتوبلازمية (الخيوط العابرة للخلايا transcellular strands) فى هذه الخيوط لاحظ كل من ثين وكانى حركة الحبيبات من عنصر إلى آخر، بالإضافة أمكن رؤية الحبيبات تتحرك فى إتجاه معاكس فى خيوط مجاورة. هذا يكون حركة ثنائية الإتجاه فى قناة لحائية واحدة فقط (شكل 9-20).

وجود خيوط فعالة من السيتوبلازم متجدولة وعابرة للخلايا مكونة روابط موّصلة بين العناصر الأنبوبية الغربالية كاملة النمو المنتظمة فى صفوف يقدم جدلاً قويا للدفاع عن افتراضية التجدول البروتوبلازمى. حركة المذيبات السريعة والكفؤة عبر مسافات طويلة نسبيا يمكن شرحها على أساس الخيوط



شكل 9-20 : انتقال جسيمات المذاب من أنبوب غربالى إلى الذي يليه عن طريق الخيوط العابرة للخلايا. جدال لصالح نظرية التجدول البروتوبلازمي.
(After R. Thaine. 1964. J. Exptl. Botan. 15:470)

العابرة للخلايا. بالإضافة الحركة ثنائية الإتجاه المتزامنة يمكن أن تحدث فى داخل قناة غربالية واحدة. أيضا النتائج التى تبين أن عوامل مثل درجة الحرارة والعوائق الأيضية التى تؤثر فى معدلات الإنتقال أيضا تؤثر فى التجدول السيتوبلازمى متمشية مع هذه النظرية.

نظرية أن الخيوط العابرة للخلايا فعالة فى النقل اللحائى هى موضع مساءلة جادة؛ انظر المراجعة الحديثة لكارفتس وكرسيب Crafts and Crisp (13). لم يكن بإستطاعة إيسو وجماعتها Esau et al (25) كشف التجدول العابر للخلايا فى أنابيب غربالية قائمة بمهمتها لنبات primrose. فى الحقيقة، أدعو أن الخيوط العابرة للخلايا التى وصفها ثين كانت «مجرد خطوط سببها إنعكاس الضوء من جدران غير مضبوطة الصورة «out of focus». وأن الخطوط كانت «ترى بوضوح فى الخلايا الميتة كما هى فى الخلايا الحيه». أيضا كما لوحظ سابقا

تستأنف أعناق الأوراق النقل عند التدفئة، بعد تبريدها إلى درجة حرارة مانعة للتجدول (78)؛ فى هذه الحالة واضح أن النقل لا يعتمد على التجدول.

بينما يوجد برهان جيد للغاية لافتراضية التجدول البروتوبلازمى، هذا أيضا صحيح بالنسبة لافتراضية الإنسياب الكتلى؛ غير أنه يوجد ضعف فى كلا النظريتين. ربما نجد فى المستقبل أن النقل فى النباتات يمكن شرحه من خلال قبول خصائص معينة لكلا النظريتين. كما هو الحال الآن، لا تستطيع أى من النظريتين إجابة النقد الموجه إليها.

ملخص Summary

انتقال المذيبات يحدث أساسا فى قنوات اللحاء التى من خلال منظومة متفرعة ومعقدة تصل كل جهات النبات. هذه القنوات تتكون من عناصر أنابيب غربالية منتظمة فى صفوف جدرانها العرضية تتطور إلى مساحات متخصصة تسمى الأطباق الغربالية. على النقيض من نظيرة فى الخشب فى العنصر الوعائى، العنصر الأنبوبى الغربالى حي عندما يكون قائم بمهمته.

مركبات متعددة توجد فى جدول النقل. السكروز أكثر هذه المواد وفرة. إلا أنه توجد أيضا مواد أخرى مثل القليل من السكريات محدودة العدد oligosaccharides، الأحماض الأمينية، الأمايدات amides عناصر معدنية مختلفة. السكريات السداسية الشائعة (جليكوز، فركتوز، مانوز، جالكتوز) عموما لا توجد فى جدول النقل.

بالإضافة إلى الحركة فى اتجاه علوى وسفلى فى النبات. تبين أن المذيبات تتحرك أيضا فى نسيج اللحاء فى اتجاه القطر والمماس. حُسب معدل النقل لنباتات متنوعة ووجد أنه يختلف كثيراً. فى الحقيقة وجد بعض البحاث أن المواد المختلفة تتحرك فى جدول النقل بمعدلات مختلفة. العوامل التى تؤثر فى النقل هى درجة الحرارة، الضوء، المعوقات الأيضية، التدرجات التركيزية، نقص المعادن، وهرمونات النمو.

قدمت نظريات متعددة لشرح الإمكانيات الطبيعية للنقل اللحائى كما يحدث فى النبات. من هذه، إثنان فقط، نظريتا الإنسياب: الكتلى والتجدول البروتوبلازمى نالتا العديد من الأتباع.

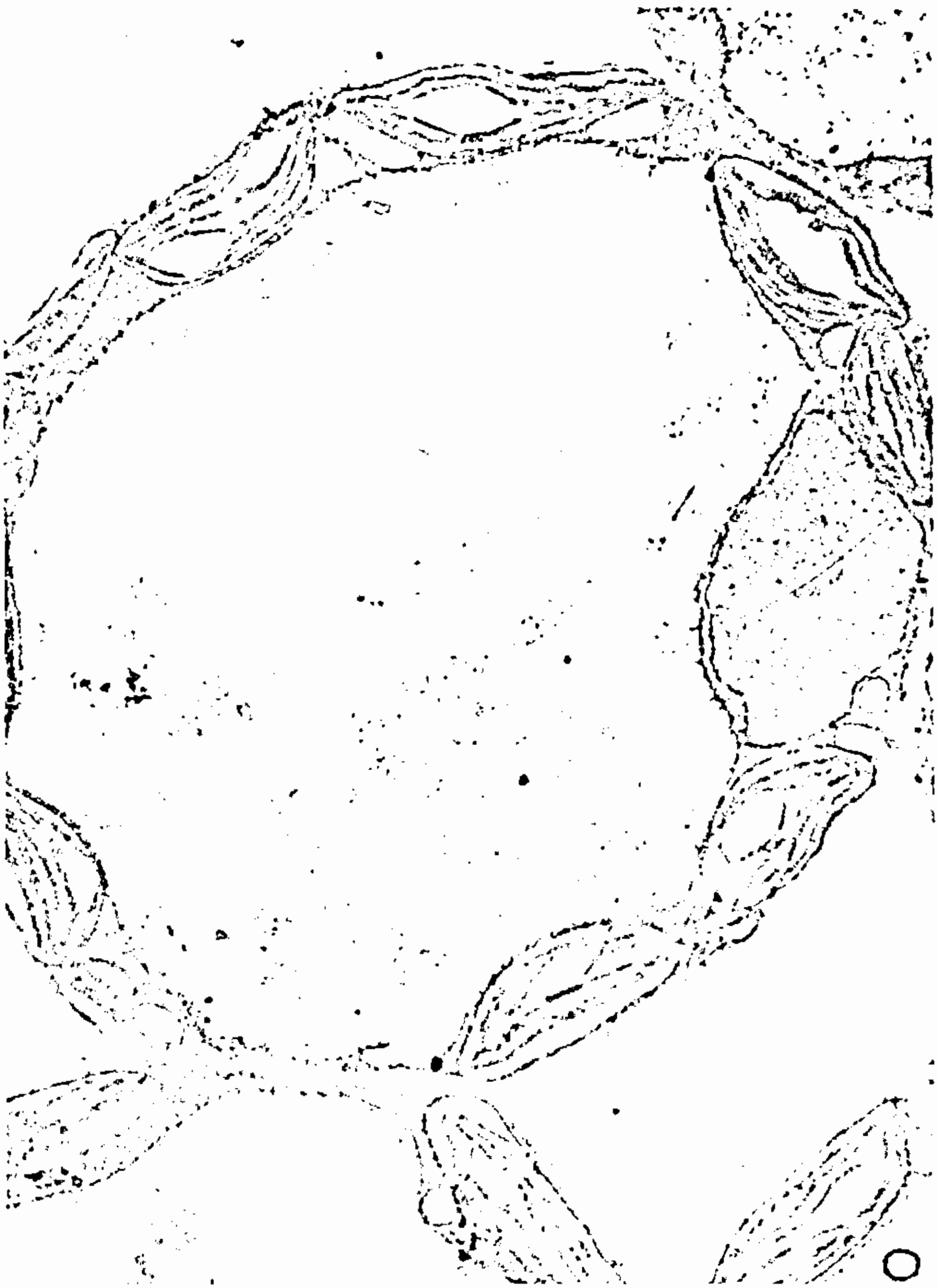
REFERENCES

1. Beer, M. 1959. Fine structure of phloem of *Cucurbita* as revealed by the electron microscope. *Proc. Int. Botan. Congr., 9th congr., Montreal, Canada* 2:26. Toronto: University of Toronto Press.
2. Biddulph, S. F. 1956. Visual indications of S^{35} and P^{32} translocation in the phloem. *Am. J. Botany* 43:143.
3. Biddulph, O., and R. Cory. 1957. An analysis of translocation in the phloem of the bean plant using THO, P^{32}, and C^{14}. *Plant Physiol.* 32:608.
4. Biddulph, O., and R. Cory. 1965. Translocation of C^{14} metabolites in the phloem of the bean plant. *Plant Physiol.* 40:119.
5. Bieleski, R. L. 1966. Sites of accumulation in excised phloem and vascular tissues. *Plant Physiol.* 41:455.
6. Booth, A., J. Moorby, C. R. Davies, H. Jones, and P. F. Wareing. 1962. Effect of indolyl-3-acetic acid on the movements of nutrients within the plant. *Nature* 194:204.
7. Bouch, G. B., and J. Cronshaw. 1965. The fine structure of differentiating sieve tube elements. *J. Cell. Biol.* 25:79.
8. Buchanan, J. 1953. The path of carbon in photosynthesis. XIX. The identification of sucrose phosphate in sugar beet leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 44:140.
9. Burley, J. 1961. Carbohydrate translocation in raspberry and soybean. *Plant Physiol.* 36:820.
10. Canny, M. J. 1962. The mechanism of translocation. *Ann. Botan.* 26:603.
11. Crafts, A. S. 1951. Movement of assimilates, viruses, growth regulators, and chemical indicators in plants. *Botan. Rev.* 17:203.
12. Crafts, A. S. 1961. *Translocation in plants.* New York: Holt, Rinehart & Winston.
13. Crafts, A. S., and C. E. Crisp. 1971. *Phloem transport in plants.* San Francisco: W. H. Freeman.
14. Currier, H. B., and C. Y. Shih. 1968. Sieve tubes and callose in *Elodea* leaves. *Am. J. Botany* 55:145.
15. Curtis, O. F. 1935. *The translocation of solutes in plants.* New York: McGraw-Hill.
16. Curtis, O. F., and D. G. Clark. 1950. *An introduction to plant physiology.* New York: McGraw-Hill.
17. DeStigter, H. C. M. 1961. Translocation of C^{14} photosynthates in the graft muskmelon *Cucurbita ficifolia. Acta Botan. Neerlandica* 10:466.
18. Dugger. W. M., T. E. Humphreys, and B. Calhoun. 1957. The influence of boron on starch phosphorylase and its significance in translocation of sugar in plants. *Plant Physiol.* 32:364.
19. Duloy, M., F. V. Mercer, and N. Rathgeber. 1961. Studies in translocation. II. Submicroscopic anatomy of the phloem. *Aust. J. Biol. Sci.* 14:506.
20. Esau, K. 1939. Development and structure of the phloem tissue. *Botan. Rev.* 5:373.
21. Esau, K. 1947. A study of some sieve-tube inclusions. *Am. J. Botany* 34:224.
22. Esau, K. 1950. Development and structure of the phloem tissue. II. *Botan Rev.* 16:67.
23. Esau, K. 1960. Anatomy of seed plants. New York: Wiley.
24. Esau, K. 1965. Parenchyma cells in the conducting system (the "pumps" and "sinks"). *Plant Physiol.* 40:xxvii.

25. Esau, K., E. M. Engleman, and T. Bisalputra. 1963. What are transcellular strands? *Planta* 59:617.
26. Evert, R. F., and L. Murmanis. 1965. *Ultrastructure of the secondary phloem of Tilia americana. Am. J. Botany* 52:95.
27. Gage, R., and S. Aronoff. 1960. Radioautography of tritiated photosynthate arising from HTO. *Plant Physiol.* 35:65.
28. Gauch, H. G., and W. M. Dugger, Jr. 1953. The role of boron in the translocation of sucrose. *Plant Physiol.* 28:457.
29. Geiger, D. R. 1966. Effect of sink region cooling on translocation of photosynthate. *Plant Physiol.* 41:1667.
30. Giaquinta, R. T., and D. R. Geiger. 1973. Mechanism of inhibition of translocation by localized chilling. *Plant Physiol.* 51:372.
31. Goren, R., and A. W. Galston. 1966. Control by phytochrome of C^{14}-sucrose incorporation into buds of etiolated pea seedlings. *Plant Physiol.* 41:1055.
32. Goren, R., and A. W. Galston. 1967. Phytochrome controlled C^{14}-sucrose uptake into etiolated pea buds; effects of gibberellic acid and other substances. *Plant Physiol.* 42:1087.
33. Hansen, P. 1967. C^{14}-studies on apple trees. I. The effect of the fruit on the translocation and distribution of photosynthates. *Physiol. Plant.* 20:382.
34. Harel, S., and L. Reinhold. 1966. The effect of 2,4-dinitrophenol on translocation in the phloem. *Physiol. Plant.* 19:634.
35. Hartt, C. E. 1965. The effect of temperature upon translocation of C^{14} in sugarcane. *Plant Physiol.* 40:74.
36. Hartt, C. E. 1966. Translocation in colored light. *Plant Physiol.* 41:369.
37. Hartt, C. E., H. P. Kortschak, A. J. Forbes, and G. O. Burr. 1963. Translocation of C^{14} in sugarcane. *Plant Physiol.* 38:305
38. Hew, C. S., C. D. Nelson, and G. Krotkov. 1967. Hormonal control of translocation of photosynthetically assimilated C^{14} in young soybean plants. *Am. J. Botany* 54:252.
39. Hewitt, S. P., and O. F. Curtis. 1948. The effect of temperature on loss of dry matter and carbohydrate from leaves by respiration and translocation. *Am. J. Botany* 35:746.
40. Holman, R., and W. Robbins. 1938. *Textbook of general botany for colleges and universities.* New York: John Wiley & Sons.
41. Joy, K. W. 1964. Translocation in sugar beet. I. Assimilation of $C^{14}O_2$ and distribution of materials from leaves. *J. Exptl. Botan.* 15:485.
42. Koontz, H., and O. Biddulph. 1957. Factors affecting absorption and translocation of foliar applied phosphorus. *Plant Physiol.* 32:463.
43. Kriedemann, P., and H. Beevers. 1967. Sugar uptake and translocation in the castor bean seedling. I. Characteristics of transfer in intact and excised seedlings. *Plant Physiol.* 42:161.
44. Kursanov, A. L. 1963. Metabolism and the transport of organic substances in the phloem. In R. D. Preston, ed., *Advances in botanical research.* New York: Academic Press.
45. Kursanov, A. L., and M. I. Brovchenko. 1959. *Fiziol. Rastenii.* 8:270.
46. Kursanov, A. L., M. V. Turkina, and I. M. Dubinina. 1953. Die Anwendung der Isotopenmethode bei der Erforschung des Zuckertransportes in der Pflanze. *C. R. Acad. Sci. U.R.S.S.* 68:1113.
47. Lee, K., C. M. Whittle, and H. J. Dyer. 1966. Boron deficiency and translocation profiles in sunflower. *Physiol. Plant.* 19:919.
48. Lee, S. G., and S. Aronoff. 1966. Investigations on the role of boron in plants.

III. Anatomical observations. *Plant Physiol.* 41:1570.
49. Lopushinsky, W. 1964. Effect of water movement on ion movement into the xylem of tomato roots. *Plant Physiol.* 39:494.
50. Mason, T. G., and E. J. Maskell. 1928. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. I. A study of diurnal variation in the carbohydrates of leaf, bark, and wood, and the effects of ringing. *Ann. Botan.* 42:189.
51. Mason, T. G., and E. J. Maskell. 1928. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. II. The factors determining the rate and the direction of movement of sugars. *Ann Botan.* 42:571.
52. Mason, T. G., and E. Phillis. 1937. The migration of solutes. *Botan. Rev.* 3:47.
53. McNairn, R. B. 1972. Phloem translocation and heat-induced callose formation in field-grown *Gossypium hirsutum* L. *Plant Physiol.* 50:366.
54. McNairn, R. B., and H. B. Currier. 1968. Translocation blockage by sieve plate callose. *Planta* 82:369.
55. Mitchell, J. W., W. M. Dugger, Jr., and H. G. Gauch. 1953. Increased translocation of plant growth modifying substances due to application of boron. *Science* 118:354.
56. Mittler, T. E. 1953. Amino acids in phloem sap and their excretion by aphids. *Nature* 172:207.
57. Mittler, T. E. 1958. Studies of the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) (Homoptera, Aphidae.) II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honeydew. *Plant Physiol.* 35:74.
58. Mothes, K., and L. Engelbrecht. 1961. Kinetin and its role in nitrogen metabolism In *Proc. Int. Botan. Congr., 9th cong., Montreal, Canada* 2:996. Toronto: University of Toronto Press.
59. Nelson, C. D. 1963. Effect of climate on the distribution and translocation of assimilates. In *Environmental control of plant growth.* New York: Academic Press.
60. Nelson, C. D., and P. R. Gorham. 1957. Uptake and translocation of C^{14} labeled sugars applied to primary leaves of soybean seedlings. *Can. J. Botany* 35:339.
61. Nelson, C., and P. Gorham. 1959. Translocation of C^{14}-labeled amino acids and amides in the stems of young soybean plants. *Can. J. Botany* 37:431.
62. Peel, A. J. 1964. Tangential movement of C^{14}-labeled assimilates in stems of willow. *J. Exptl. Botan.* 15:104.
63. Peel, A. J. 1966. The sugars concerned in the tangential movement of C^{14}-labeled assimilates in willow. *J. Expt. Botan.* 17:156.
64. Peel, A. J. 1967. Demonstration of solute movement from the extracambial tissues into the xylem stream in willow. *J. Exptl. Botan.* 18:600.
65. Pristupa, N. A., and A. L. Kursanov. 1957. Descending flow of assimilates and its relation to the absorbing activity of roots. *Plant Physiol.* (USSR) (*Fiziol. Rast.*) 4:395.
66. Roeckl, B. 1949. Nachweis eines Konzentrationshubs zwischen Palisadenzellen und Siebröhren. *Planta* 36:530.
67. Rohrbaugh, L. M., and E. L. Rice. 1956. Relation of phosphorus nutrition to the translocation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid in tomato plants. *Plant Physiol.* 31:196.
68. Seth, A. K., and P. F. Wareing. 1967. Hormone-directed transport of metabolites and its possible role in plant senescence. *J. Exptl. Botan.* 18:65.
69. Shih, C. Y., and H. B. Currier. 1969. Fine structure of phloem cells in relation to translocation in the cotton seedling. *Amer. J. Bot.* 56:464.

70. Shindy, W. W., W. M. Kliewer, and R. J. Weaver. 1973. Benzyladenine-induced movement of ^{14}C-labeled photosynthate into roots of *Vitis vinifera*. *Plant Physiol.* 51:345.
71. Shiroya, M., C. D. Nelson, and G. Krotkov. 1961. Translocation of C^{14} in tobacco at different stages of development following assimilation of $C^{14}O_2$ by a single leaf. *Can. J. Botany* 39:855.
72. Sij, J. W., and C. A. Swanson. 1973. Effect of petiole anoxia on phloem transport in squash. *Plant Physiol.* 51:368.
73. Sisler, R. M., W. M. Dugger, Jr., and H. G. Gauch. 1956. The role of boron in the translocation of organic compounds in plants. *Plant Physiol.* 31:11.
74. Skok, J. 1957. Relationship of boron nutrition to radiosensitivity of sunflower plants. *Plant Physiol.* 32:648.
75. Swanson, C. A. 1959. Translocation of organic solutes. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology*. New York: Academic Press.
76. Swanson, C. A., and R. H. Böhning. 1951. The effect of petiole temperature on the translocation of carbohydrates from bean leaves. *Plant Physiol.* 26:557.
77. Swanson, C. A., and E. D. H. El-Shishiny. 1958. Translocation of sugars in grapes. *Plant Physiol.* 33:33.
78. Swanson, C. A., and D. R. Geiger. 1967. Time course of low temperature inhibition of sucrose translocation in sugar beets. *Plant Physiol.* 42:751.
79. Thaine, R. 1961. Transcellular strands and particle movement in mature sieve tubes. *Nature* 192:772.
80. Thaine, R. 1962. A translocation hypothesis based on the structure of plant cytoplasm. *J. Exptl. Botan.* 13:152.
81. Thaine, R. 1964. The protoplasmic-streaming theory of phloem transport. *J. Exptl. Botan.* 15:470.
82. Thaine, R., M. C. Probine, and P. Y. Dyer. 1967. The existence of transcellular strands in mature sieve elements. *J. Exptl. Botan.* 18:110.
83. Ullrich, W. 1961. Zur Sauerstoffabhängigkeit des Transportes in den Siebröhren. *Planta* 57:402.
84. Vernon, L. P., and S. Aronoff. 1952. Metabolism of soybean leaves. IV. Translocation from soybean leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 36:383.
85. Weatherley, P. E., A. J. Peel, and G. P. Hill. 1959. The physiology of the sieve tube. Preliminary experiments using aphid mouth parts. *J. Exptl. Botan.* 10:1.
86. Webb, J. A., and P. R. Gorham. 1964. Translocation of photosynthetically assimilated C^{14} in straight-necked squash. *Plant Physiol.* 39:663.
87. Willenbrink, J. 1957. Über die Hemmung des Stofftransports in den Siebröhren durch lokale Inaktivierung verschiedener Atmungenzyme. *Planta* 48:269.
88. Zimmermann, M. H. 1957. Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. *Plant Physiol.* 32:288.
89. Zimmerman, M. H. 1957. Translocation of organic substances in trees. II. On the translocation mechanism in the phloem of white ash. *Plant Physiol.* 32:399.
90. Zimmermann, M. H. 1958. Translocation of organic substances in the phloem of trees. In K. V. Thimann, ed., *The physiology of forest trees*. New York: Ronald Press.
91. Zimmerman, M. H. 1958. Translocation of organic substances in trees. III. The removal of sugars from the sieve tubes in the white ash (*Fraxinus americana* L.). *Plant Physiol.* 33:213.
92. Zimmerman, M. H. 1960. Transport in the phloem. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:167.



صورة مأخوذة بالمجهر الالكتروني تبين خلية اسفنجية لنبات بنجر السكر . لاحظ حبيبات النشأ الكبيرة فى الكثير من البلاستيدات الخضراء (مأخوذة عن م. عارف حياة M. Arif Hayat

الفصل العاشر

صبغات وتركيب جهاز البناء الضوئى

The pigments and structure of the photosynthetic apparatus

مقدمة Introduction

مما لاشك فيه أن من اكبر المعضلات المعقدة والشيقة فى نفس الوقت التى تواجه الانسان في عصرنا الحالى هى ما لم يكشف عنه من خبايا عملية البناء الضوئى. لقد تعلمت الآلية الحية كيف تقبض على فوتون الضوء لتستغل طاقته من اجل رفع مستوى طاقة الكترون واحد من زوج من الالكترونات الى مستوى طاقى اعلى. اما المدة التى تستغرقها هذه الحالة المهيجة excited state فهى على وجه العموم ضئيلية للغاية أذ يرجع الألكترون إلى حالة الاستقرار ground state خلال مدة من $10^{-9}-10^{-3}$ من الثوانى واثناء رحلة العودة تتحرر الطاقة الزائدة باشكال مختلفة. لقد تعلمت الحياة تاخير عودة الالكترون الى الحالة الاصلية من خلال آليتها البيولوجية مستفيدة فى ذلك من الطاقة الزائدة من اجل تشغيل العمليات الحيوية. تتميز النباتات وحدها فى خاصية الأستفادة من فوتونات الضوء وتحويل طاقة الضوء إلى طاقة كيميائية، وتسمى هذه العملية بالبناء الضوئى.

نبذة تاريخية History

عندما يأخذ المرء بعين الاعتبار اهمية البناء الضوئى للحياة، يذهل لضآلة الاهتمام الذى اولى لهذه العملية قبل حلول القرن الثامن عشر. ومثار الغرابة ان الزراعة عرفها الانسان منذ أكثر من عشرة آلاف سنة. كما وانه كتبت العديد من المقالات العلمية حول الانتاج الزراعى قبل الميلاد (54) لقد تعلم الاغريق القدامى ان النبات يحصل على غذائه مباشرة من الارض من تحول مخلفات نباتية وحيوانية

الى صورة غذائية يسهل على جذور النبات امتصاصها ولقد استدلوا على هذه الظاهرة من تزايد انتاج المحاصيل، عند اضافة كميات من مخلفات نباتية وحيوانية الى التربة إلّا أن هذه كانت نظرية عامة لم تتم البرهنة على صحتها قبل حلول القرن الثامن عشر.

لقد تم فى بداية القرن السابع عشر اجراء تجربة بسيطة للغاية ولكنها هامة مع ذلك ونعنى تلك التجربة التى اجراها فان هلموت Van Helmont. لقد زرع بادرة صفصاف willow زنتها 1 كغم فى اصيص كبير، كذلك قام بوزن التربة الموجودة فى الاصيص وتعقب نموها لمدة خمس سنوات. ولم يضف للنبات غير ماء المطر. وفى نهاية السنوات الخمس بلغ وزن نبات الصفصاف 75 كغم بينما لم تفقد التربة غير بضعة غرامات من وزنها الجاف. ومن هذه التجربة استنتج فان هلموت ان الماء وحده وليست التربة هى التى سببت نمو النبات. ولكننا ندرك اليوم ان بضعة الغرامات القليلة هذه التى فقدت من التربة هى مواد عالية الاهمية وخطيرة فى عملية نمو النبات. بل نزيد على ذلك ونقول انها ذات اهمية قصوى لنموه. كما اننا نعرف اليوم ايضاً ان الماء لم يكن مسؤولاً مباشرة عن زيادة وزن شجرة الصفصاف. ومن المؤسف حقاً ان فان هلمونت وزملاءه لم يمعنوا الفكر كثيراً فيما وراء مشاهداتهم من هذه التجربة. ونؤكد انهم لو امعنوا التفكير قليلاً لتم اكتشاف عملية البناء الضوئى مبكراً إلى حدّ بعيد.

فقط فى عام 1699 توصل العالم وود ويرد Woodward الى ان احتياج النباتات لغرض النمو هى اكثر من الماء. فبعد ان عكف على زراعة أغصان صغيرة من النعناع sprigs of mint فى عينات مائية مختلفة بينها ماء امطار وماء نهر وماء صرف حديقة هيدبارك Hyde Park الخ توصل الى الاستنتاج التالى:

لا تتكون الخضروات من الماء ولكن من مادة ارضية غريبة اخرى. لقد أظهرت هذه التجربة ان مياه الامطار وكذلك مياه البرك والأنهار تحتوى على كمية معقولة من هذه المادة، إن الجزء الأكبر من كتلة السائل الذى تصعد إلى أعلى فى النبات لا تستقر فيه ولكنها تخرج من ثغوره وتختفى فى الجو، كما وان كمية كبيرة من هذه المادة الارضية تختلط بالماء وتمر معه إلى أعلى داخل النبات، يزداد نمو النبات

بقدر يتناسب مع كميات احتواء الماء من هذه المـادّة، من كل ماسبـق ذكـره يمكننا القول أن الأرض وليس الماء هي مادّة تكوين النباتات الخضراء*.

وبسبب أن كيمياء ثاني اوكسيد الكربون كانت مجهولة في ذلك الوقت، فقد ترتب على ذلك جهل دوره في نمو النباتات. ولكن مع ذلك فمن المدهش حقاً ذلك الأهتمام الضئيل الذى اولى لدور الضوء فى نمو النبات. والذي نبه لدوره العالم هيـل Hales. وكـان ذلك في سنـة 1727 عندمـا كرر الاشارة الـى الضوء ودوره فى نمو النبات، ويعتبر هذا العالم مؤسس علم الفسيولوجى father of plant physiology. وكـان بذلك قد امسك باول خيـــط عن دور الضوء فى النبات.

من المحتمل جداً ان النباتات تستطيع ان تأخذ من خلال اوراقها بعض ما تحتاجه لحياتها من الهواء وربما كان الضوء ايضاً الذى يتخلل الاسطح الحرة من النباتات وازهارها ربما يكون له اسهامه الكبير فى توفير الاساسيات اللازمة لنمو النباتات الخضراء.

لم تهتم الدراسات التى اجراها العالـم برستلـى Priestley فى عام 1772 أثنـاء دراسته لعملية البناء الضوئى بغير تبادل الغازات فى هذه العمليه. اذ كتب برستلى يقول ان الهواء «المسمم contaminated» بواسطة احراق شمعة فيـه لم يستطـع المحافظة على حياة فأر صغير الا ان برستلى قد لاحظ انه اذا ماوضعت اغصان صغيرة من نبات النعناع فى هذا الهواء فانها تواصل نموها فيه ومن ثم تنقيته بعد مضي مدة وجيزة بما يتيح للفأر ان يعيش فى هذا الهواء من جديد. كما وانه ايضاً قد لاحظ ان الاغصان الصغيرة لنبات النعناع تزدهر فيمـا سمـاه بالهـواء «المسمم» هذا.

وعلى الرغم من ان برستلى قد لاحظ الفرق بن التبادل الغازى الـذى يلـزم لحياة النبـات وذلك التبـادل الغـازى الـلازم لحيـاة الحيـوان عندمـا استخـلص الاستنتاج التالى:

---

* السطور المقتبسة هذه والمقتبس التالى هى من كتاب مقدمة تأريخية موسوعة فيسلوجيا النبات.

النباتات بدلاً من ان تؤثر في الهواء بنفس التأثير الذى تؤديه الحيوانات بتنفسها فيه فأن النباتات تؤثر تأثيراً عكسياً فى هذا الهواء وتحاول ان تحافظ على الهواء الجوى عليلاً ومكتملاً بعد ان تسمم واستهلك جزء منه بفعل حياة الحيوان اما اثناء الحياة عن طريق التنفس او عند موت هذه الحيوانات وتعفنها putrefy فى هذا الهواء.

الا ان العالم لم يميز بين الدور الذى يلعبه كل من ثانى اوكسيد الكربون أو الضوء فى عملية البناء الضوئى.

لقد جادل العالم انجن هوز Ingenhousz العالم برستلى، عندما كتب يقول ان النباتات قد نقّت الهواء فقط بوجود الضوء. وكتب ايضاً يقول ان الاجزاء الخضراء او المجموعة الخضرية للنباتات هى التى احدثت او انتجت القسم المنقى للهواء (الأكسجين)، بينما ادت العناصر غير الخضراء من النباتات بانسجتها مفعول تلويث الهواء. وبهذه الطريقة يكون انجن هوز قد تعرف على حقيقة مشاركة كل من الكلوروفيل والضوء فى عملية البناء الضوئى.

وعلى الرغم من أن برستلى قد حوّم حول فكرة امتصاص ثانى اوكسيد الكربون وانتفاع النبات منه عندما كتب ملاحظاً ان النباتات قد ازدهرت بطريقة محيرة «فى الهواء الفاسد» الذى مات فيه الفأر وتحلل جزئياً الا انه لم يستطع ان يتوصل الى حقيقة احتواء الهواء الفاسد على ثانى اوكسيد الكربون الذى كان مسؤولاً عن هذا التأثير.

لقد ترك الامر الى العالم سنيبير Senebier فى أعوام 1782 وحتى 1788 للبرهنة على اهمية الهواء الغنى بثانى اوكسيد الكربون. عندما تعرف أيضاً على ان انتاج الاوكسجين بواسطة النباتات مرتبط ارتباطا وثيقاً بوجود ثانى اوكسيد الكربون. وبالفعل انتظر انجن هوز الى أن نشر لفوازيه Lavoisier فى عام 1796 دراسته حول تركيب ثانى اوكسيد الكربون لكى يقترح علينا ان هذا المركب يعتبر مصدراً هاماً للكربون اللازم للنباتات.

وفى عام 1804 نشر العالم دى سوزور De Saussure مؤلفه المعنون بابحاث

كيميائية على النباتات الخضراء (73) ويعتبر هذا البحث بدء تأريخ التعرف على الكثير من الوظائف الفسيولوجية للنباتات. لقد اتفق العالم مع انجن هوز على ان هناك نوعين من التبادل الغازى يحدثان فى النباتات احدهما بوجود الضوء والثانى فى الظلام وان الانسجة الخضراء هى المسؤولة وحدها عن عملية امتصاص ثانى اوكسيد الكربون واخراج الاوكسجين وذلك بوجود الضوء. كما انه قد تعرف بدرجة محدودة على مشاركة الماء فى عملية البناء الضوئى.

كان ترسخ واكتشاف قانون المحافظة على الطاقة (الطاقة لا تفنى ولا تستحدث بل تتحول من صورة لاخرى) الذى اكتشفه روبرت ماير Robert Mayer فى عام 1842 كان خطوة عملاقة على طريق فهم معضلة انتقال الطاقة فى عملية البناء الضوئى. كان ماير هو الذى اقر ان الشمس هى المصدر الوحيد للطاقة التى تنتفع بها كل من النباتات والحيوانات على السواء وان طاقة الشمس الضوئية هذه عندما تمتصها النباتات تتحول الى طاقة كيميائية اثناء عمليه البناء الضوئى.

وعلى الرغم من المجهودات الباهرة الذى بذلها هؤلاء الرجال العظام، الا ان آلية البناء الضوئى واصلت فى استمرار كونها احجية حتى عام 1905 عندما ابهر عالم فسيولوجيا النبات الانجليزى بلاكمان Blakman المهتمين بالعلم فى العالم عندما اعلن ان عملية البناء الضوئى ليست فقط عملية كيميائية ضوئية بل انها ايضاً عملية كيميائية بايولوجية. وكما نعرف اليوم فأن التفاعل الضوئى الكيميائى او تفاعل الضوء هو تفاعل سريع بدرجة كبيرة ويحتاج الى كمية ضئيلة من الطاقة. وفى مقابل ذلك نعرف ان التفاعل الكيميائى الحيوى او تفاعل الضوء او تفاعل الظلام لا يعتمد على طاقة الضوء ويتم بمعدلات بطيئة نسبياً. وبناء على ذلك ربما يتمشى مع نظرية بلاكمان. ان معدل حدوث تفاعل البناء الضوئى مشروط بمعدل تفاعل الظلام. وسوف نتعرض بالمناقشة التفصيلية لتفاعل الضوء والظلام فى عملية البناء الضوئى وذلك فى هذا الفصل والفصلين التاليين له.

وعلى الرغم من المساهمة الكبرى التى اسهم بها بلاكمان فى ذلك الوقت الا انه كان قد بقى الكثير من المجهول فى تفاعلى الضوء والظلام ضمن عملية

البناء الضوئى. ولزم الأمر مضى 32 عاماً اخرى بعد اكتشاف بلاكمان حتى ظهور معلومات راسخة حول طبيعة تفاعل الضوء فى هذا الشأن.

فى عام 1937 اكتشف العالم هيل Hill وهو عالم انجليزى فى الكيمياء الحيوية ان البلاستيدات الخضراء المعزولة عن النباتات تتمكن من توليد الاوكسجين بوجود الضوء والماء ومستلم ملائم للهيدروجين suitable hydrogen acceptor. ويتم هذا بمعزل عن ثانى اوكسيد الكربون (45). ويمكن استخدام مستلم هيدروجينى اصطناعى artificial hydrogen acceptor كأوكسالات الحديد البوتاسيومية potassium ferrioxalate. ومع ذلك فقد لاحظ هيل Hill ايضاً ان توليد الاوكسجين بواسطة بلاستيدات خضراء مضاءة يمكن تشجيعه بالاستعانة بخلاصة اسيتونية acetone extract لمسحوق الاوراق، ومن هذا يمكن القول بان الاوراق تحتوى على مستلم هيدروجينى طبيعى. وبالاستعانة بما لدينا اليوم من معلومات نستطيع القول بان مادة الفريدوكسين ferredoxin هى فى الغالب ذلك المستلم الهيدوجينى الطبيعى. ان سمات تجارب هيل زودتنا بشواهد على ان توليد الاوكسجين مرتبط بثانى اوكسيد الكربون.

طبيعة الضوء The nature of light

قبيل منتصف القرن السابع عشر كان يعتقد عموماً ان الضوء يتكون من فيض من الجسيمات الضئيلة الحجم minute particles (corpuscles) تشعها مصادر الضوء مثل الشمس او النار الملتهبة او ضوء الشمعة وتخترق الجسيمات الصغيرة هذه المواد الشفافة وتنعكس بالتالى على اسطح المواد غير الشفافة. ولقد سمى هذا التفسير لطبيعة الضوء باسم «نظريات الكريات او نظرية الجسيمات corpusclar theory».

على الرغم من قبول هذه النظرية من قبل الكثير من العلماء فى ذلك الوقت الا ان العالم هويجنز Huygens قد لاحظ عام 1670 ان قوانين الانعكاس والانكسار قد يستحسن تفسيرها بشكل أفضل على أساس النظرية الموجية wave theory.

الا انه لم تجرى على الفور قبول النظرية الموجية هذه، ومع ذلك لم يتم العدول عن نظرية الكريات وقبول النظرية الموجية الا بعد ان اجرى كل من فريسنل ويونج Fresnal and Young سنة 1827 تجاربهما بهذا الخصوص. وعلاوة على ذلك فقد أوضح ماكسويل Maxwell ان الدائرة الكهربية التذبذبية oscillating electrical circuite يمكنها ان تشع موجات كهرومغناطيسية electromagnetic waves ولقد اكتشف ان سرعة انتقال هذه الموجات تساوى 3×10^{10} سم فى الثانية. ولقد وجد ان هذه القيمة تقترب كثيراً وربما تتطابق مع سرعة انتقال موجة الضوء. ومن هنا حق لنا ان نكتشف واقعية انتقال الضوء عن طريق موجات كهرومغناطيسية باطوال موجات صغيرة للغاية. وظهر فى ذلك الحين ان المشكلة قد حلت غير ان ملاحظة محيرة للغاية بدت كما لو كانت تتعارض مع النظرية الموجية للضوء، ونعنى بها ظاهرة البث الكهروضوئى(قذف الالكترونات من موصل بفعل تعريض سطحه للضوء). ان اى تغير فى اطوال الموجات الأشعاعية فى حدود منطقة محدودة من الطيف تؤدى الى احداث تغيرات فى توزيع طاقات الحركة للألكترون الضوئى. ولكن اذا ما ثبتنا طول الموجة ثبت ايضاً توزيع طاقات الالكترون. وتبقى هذه الحقيقة سارية المفعول اذا ما غيرنا شدة الاشعاع سواء بالزيادة أو النقصان. كما وانه توجد علاقة طردية تربط بين عدد الالكترونات وشدة الاشعاع. ومن هذا الشاهد انطلق انشتاين Einstein مرجع (24) بفكرة، بأن قال ان الطاقة الموجودة فى شعاع ضوئى تتمركز فى جسيمات صغيرة تسمى بالفوتونات photons بدلاً من توزعها فى الفضاء عبر المجالات الكهربية والمغناطيسية لموجة كهرومغناطيسية. وبهذه الطريقة اقتيد الناس انطلاقاً من صياغة انشتاين لمفهوم الاشعاع الكهرومغناطيسى الى النظر الى الفوتون من اعتباره نوعاً من الجسيمات الصغيرة المحققة لنظرية الكريات القديمة. ومع ذلك منظراً لاعتبار ان للفوتون ذبذبة (تردد) frequency ومن ان طاقة الفوتون كانت تعتبر متناسبة طردياً مع ذبذبته من هنا استردت النظرية الموجية بعضاً من اعتبارها. والحقيقة الهامة فى هذه المناقشة هى انه يلزمنا الاخذ بنظر الاعتبار لطبيعة الضوء الثنائية من كونه يتمتع بخصائص موجية وجسيمية wave - particle characteristics بنفس الوقت وذلك للتمكن من فهم

طبيعة الضوء هذه.

علينا ان نذكر ان اطوال الموجات الضوئية التى تتمكن من التأثير على نمو النبات تتراوح بين 0.00003 — 0.00009 سم. ويبدوا واضحاً تماماً عبث استخدام مثل هذه الوحدات لتوصيف اطوال موجات الضوء. ومن هنا جاء التعبير عن مثل هذه الوحدات بالميكرون micron (μ) والملليميكرون *millimicron* ($m\mu$) والنانومتر nanometer (nm) والانجستروم Angstrom (A°). والميكرون الواحد يساوى $\frac{1}{1000000}$ من المتر، بينما الملليميكرون هو $\frac{1}{1000}$ من الميكرون وهو ايضاً مايسمى بالنانومتر. اما الانجستروم فيساوى $\frac{1}{10000}$ من الميكرون:

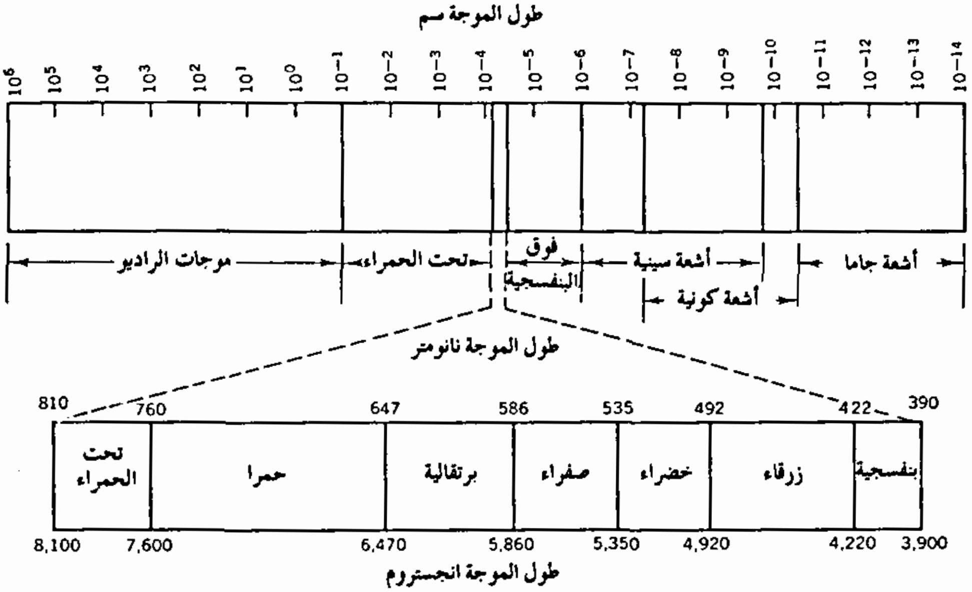
١ ميكرون = 10^{-6} م = 10^{-4} سم

١ ميلليميكرون= 10^{-9} م = 10^{-7} سم

١ نانومتر = 10^{-9} م = 10^{-7} سم

أنجستروم = 10^{-10} م = 10^{-8} سم

فى دراسات تأثير الضوء على النباتات تستخدم وحدات الملليميكرون والنانومتر والأنجستروم. يوضح الشكل (1-10) الطيف الكهرومغناطيسى electromagnetic spectrum.



شكل 1-10 : الطيف الكهرومغناطيسى

الصبغات المؤثرة في عملية البناء الضوئي Pigments involved in photosynthesis

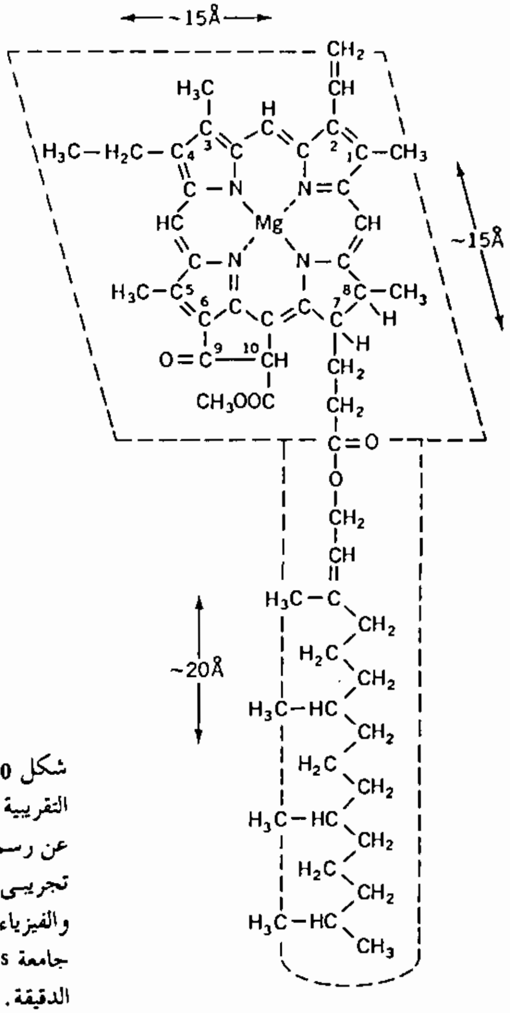
من الصعب تصور نشأة الحياة او تواصلها بدون قابلية امتصاص الطاقة الاشعاعية radiant energy وتحويلها الى طاقة كيميائية chemical energy. لقد كان العالم بينتلي جلاص Bentley Glass محقاً عندما قطع بقوله (35) من أن «الحياة ما هي الا ظاهرة كيميائية ضوئية life is a photochemical phenomenon. تعتبر الصبغات النباتية الموجودة داخل البلاستيدات الخضراء او في الكروماتوفورات chromatophores من أهم المركبات الكيميائية في تحويل الطاقة الضوئية الى طاقة كيميائية. فمن خلال هذه العوامل المساعدة يكون المحفز لبداية عملية البناء الضوئي هو الضوء.

صبغات الكلوروفيل Chlorophyll pigments

يعتبر الكلوروفيل بانواعه وهو الصبغات الخضراء في النباتات من اهم الصبغات الفعالة في عملية البناء الضوئي. ويعرف اليوم منها تسعة انواع على الأقل: انواع الكلوروفيلات e،d،c،b،a chlorophylls، انواع الكلورفيل الموجودة في البكتريا b،a bacteriochlorophylls وكذلك كلورفيلات الكلوروبيوم 660،650 chlorobium chlorophylls (22،2). ان كلورفيلات الكلوروبيوم قد اخذت تسميتها بسبب ان اعلى مناطق امتصاصها هو في المنطقة الحمراء عند أطوال موجات تقدر بـ 660،650 نانومتر (النانومتر = 1×10^{-9} م). ان نوعي الكلوروفيل b،a هما النوعان المعروفان اكثر من غيرهما وهما موجودان بكثرة في كل الكائنات ذاتية التغذية autotrophic فيما عدا البكتريا الحاوية على الصبغات. كما وان الطحالب الزرقاء الخضراء والبنية والحمراء تخلو من الكلوروفيل b. ويعتقد بان الكلوروفيل من النوع a يأخذ في العادة اللون الاخضر المائل الى الزرقة blue - green بينما يكون الكلوروفيل b من اللون الأخضر المصفر yellow - green. اما الانواع الاخرى من الكلوروفيل (e،d،c) فتوجد فقط في الطحالب بمصاحبة كلوروفيل a. اما أنواع الكلوروفيلات b،a الموجودة في البكتريا وكذلك كلوروفيلات الكلوروبيوم فهي صبغات توجد في بكتريا البناء الضوئي photosynthetic bacteria.

يتمتع جزىء الكلوروفيل بتركيب دورى من اربعة من البيروليك (porphyrin) tetrapyrrolic منتظمة فى حلقة متساوية الدورة تحتوى على ذرة المغنيسيوم Mg فى مركزها. ويمتد من احد اجنحة الحلقات سلسلة طويلة من الكحول وهو الجزء الفيتولى phytol part من جزىء الكلوروفيل. وتكتب الصيغة التجريبية empirical formula لجزىء الكلوروفيل على الشكل التالى $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$. يوضح الشكل (2-10) التركيب الجزيئى للكلوروفيل.

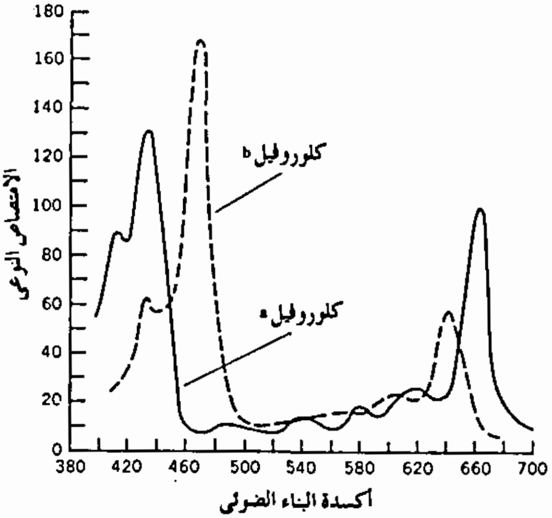
ربما يمكن تصور تركيب جزىء الكلوروفيل على هيئة مضرب التنس له



شكل 2-10 : جزىء كلوروفيل a ، ويوضح الأبعاد التقريبية لحلقة البورفيرين وسلاسل الفيتول (مأخوذة عن رسم ولكين Wolken 1961 . اليوجلينا: كائن حى تجريبى يستخدم فى دراسات الكيمياء الحيوية والفيزياء الحيوية. طبع الكتاب فى نيوجرسى، بمطابع جامعة Rutgers 1961. حقوق الطبع لمعهد الأحياء الدقيقة.

رأس كبيرة مفلطحة (وهو الجزء البورفيريني The porphyrin part) ويد طويلة او ذيل (وهو الجزء الفيتولى The phytol part). ان الفيتول المتأستر esterified بمجموعة الكربوكسيل carboxyl group على ذرة الكربون السباعية (C_7) من جزيء الكلوروفيل ما هو الا سلسة طويلة من الكحول تحتوى على آصرة مزدوجة واحدة. ويعتقد بان سلسلة الفيتول لها علاقة بالكاروتينيات carotenoids ويمكن النظر اليها كاحد مشتقات فيتامين A. اما الفرق بين كلوروفيل a وكلوروفيل b فيمكن العثور عليه فى ذرة الكربون الثلاثية. ويتضمن كلوروفيل a مجموعة ميثيلية methyl group مرتبطة بينما يرتبط بكلوروفيل b مجموعة الدهيدية aldehyde group.

وعلاوة على الاختلافات الطفيفة بين تركيب جزيء كل من كلوروفيل a،b فهناك اختلاف ايضاً فى طيفيهما الا متصاصين (شكل 3-10)، وكذلك فى مدى قابليتهما للذوبان فعلى سبيل المثال يعتبر الاثير البترولى petroleum ether مذيب جيد لكلوروفيل a. بينما الكحول المثيلى فيعتبر من افضل مذيبات كلوروفيل b.

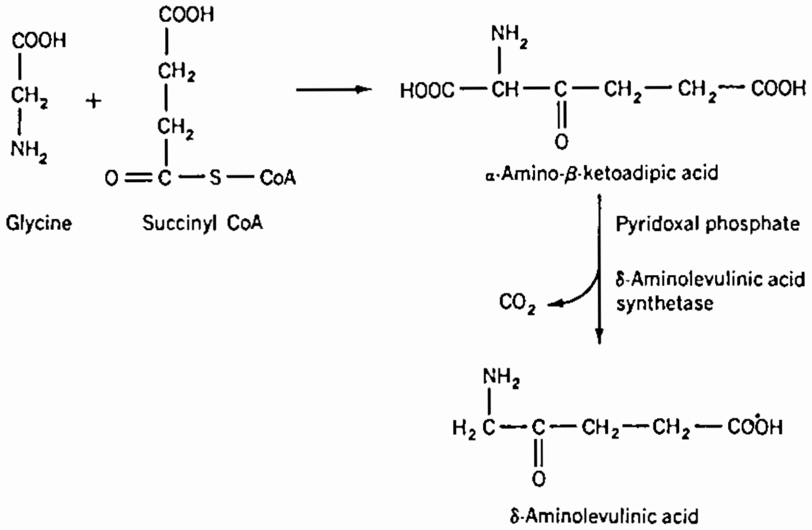


شكل 3-10: طيف امتصاص كلوروفيل-a وb المستخلص بالأثير. (عن جشتيلى Zcheile وكومار 1941. Comar مجلة النبات، 463:102).

ان كلا من نوعى الكلوروفيل b،a يظهران أعلى قابلية للامتصاص فى المنطقة البنفسجية – الزرقاء blue - violet عند حوالى 429، 453 نانومتر على التوالى. كما وان حديهما الأدنى فى الامتصاص عند 410، 430 نانومتر على التوالى. وعلاوة على الامتصاص فى المنطقة البنفسجية – الزرقاء فأن نوعى الكلوروفيل b،a يتمتعان بقمم امتصاصية ثانية فى المنطقة الحمراء مع قمم قصوى عند 660 و 642 نانومتر على التوالى. ان القمم الامتصاصية لهتين الصبغتين الهامتين للغاية بالنسبة لعملية البناء الضوئى لا تشيران ايضاً الى نوعية الضوء الأكثر فعالية فى عملية البناء الضوئى.

علينا أن ننوه ان اطياف الامتصاص المذكورة اعلاه كانت بخلاصات الكلوروفيل اى للكلوروفيل المذاب فى مذيب عضوى. اما اطياف امتصاص الكلوروفيل فى الطبيعة فربما تكون مختلفة تماماً. ففى الحقيقة ان اطياف امتصاص انواع الكلورفيل تختلف قليلاً باختلاف المذيب. كما أن مواضع الاطول الموجية للقمم فقط ربما تختلف نوعاً ما ولعدة نانومترات قليلة وذلك للكلوروفيل المستخلص من انواع مختلفة من النباتات. ولم ندرك تماماً حتى الان ما اذا كانت هذه الاختلافات نتيجة الاختلاف فى الكيميائية للكلورفيل المستخلص لنباتات مختلفة او بسبب اختلاف الطرق المستخدمة فى المعمل للقياس.

بناء (تخليق) الكلورفيل Chlorophyll synthesis : لم يتضح حتى الان وضوحاً تاماً كيفية تخليق الكلوروفيلات وبورفيرينات الحديد Iron porphyrins فى الخلية الحية. غير ان الدراسات التى اجراها الباحثون على التحول الغذائى metabolism للهيماتين heme والكلورفيل وكذلك البناء الحيوى biosynthesis للبورفيرينات porphyrins، قد كشفت النقاب لمعظم الخطوات الداخلة ضمن عمليات تخليق هذه المركبات الهامة للغاية. هناك اتفاق كامل على ان مادة السكسنيل – (succinyl COA)CoA وهى مادة بينية فى دورة كربس Krebs cycle وكذلك الحامض الامينى الجلايسين glycine هى التى تحفز المسار البيولوجى البنائى المؤدى الى تكوين الكلوروفيل. ان تكثيف هذين المركبين يؤدى الى تكوين



حامض الالفا – امينى – بيتا كيتو اديبك αamino - β - ketoadipic الذى يتحول الى حامض هو δ.amin olevulinic acid عند تنحية مجموعة الكاربوكسيل coo^- (ويطلق على مثل هذا النوع من التفاعلات بـ decarboxylation) منه. ويحتاج مثل هذا التفاعل لوجود العامل المساعد cofactor (pyridoxal phosphate). ويحفز بواسطة انزيم δ.aminolevulinic acid synthetase، مرجع (33،47) ولقد اثير، فى ثلاثة دراسات على الاقل (31،33،63) الى أن تخليق حامض δ.aminolevulinic acid يتم بمساعدة الضوء.

وبوجود انزيم الـ δ.aminolevulinic acid dehydrase (الذى لم يتم فصله من المادة النباتية لحد الآن) يتم تكثيف جزيئين من حامض δ.aminolevulinic acid فى صورة porphobilinogen، وهو بيرول احادى monopyrrole. حيث يفقد جزيئين من الماء أثناء هذا التفاعل. ويمكن اجراء تفاعل التكثيف هذا فى خلاصات extracts نباتات الكلوريلا chlorella. والسبانخ spinach (مرجع 38) او نباتات الشعير المصفرة (الشاحبة) مرجع (39) او من اوراق الفاصوليا (48).

ان انزيمات الـ uroporphyrinogen synthetase والـ uroporphyrinogen III synthetase يساعدان فى تكوين uroporphyrinogen III من اتحاد اربعة جزيئات

من الـــ porphobilinogen . ان كل من هذه الانزيمـــــات وكـــــذلك الـــــ uroporphyrinogen III كان قد تم العثـــور عليهـــا فى اصنـــاف عديـــدة من النباتات (12) .

يساعـد انزيـم uroporphyrinogen decarboxylase فى عمليـــة فك ارتبـــاط (انتزاع) جزيىء من ثانى اوكسيد الكربون من حامض الـ acitic acid المرتبـط بجزىء uroporphyrinogen III لتكوين coproporphyrinogen III وفـق المعادلـة التالية:

$$\text{Uroporphyrinogen III} \xrightarrow{\text{Uroporphyrinogen decarboxylase}} \text{Coproporphyrinogen III}$$

وفـى ظل الظـروف الهوائيـــة وبوجـــود انزيـــم coproporphyrinogen oxidative decarboxylase يتكون الـ protoporphyrinogen IX من مركب coproporphyrinogen III كما توضح ذلك المعادلة التالية:

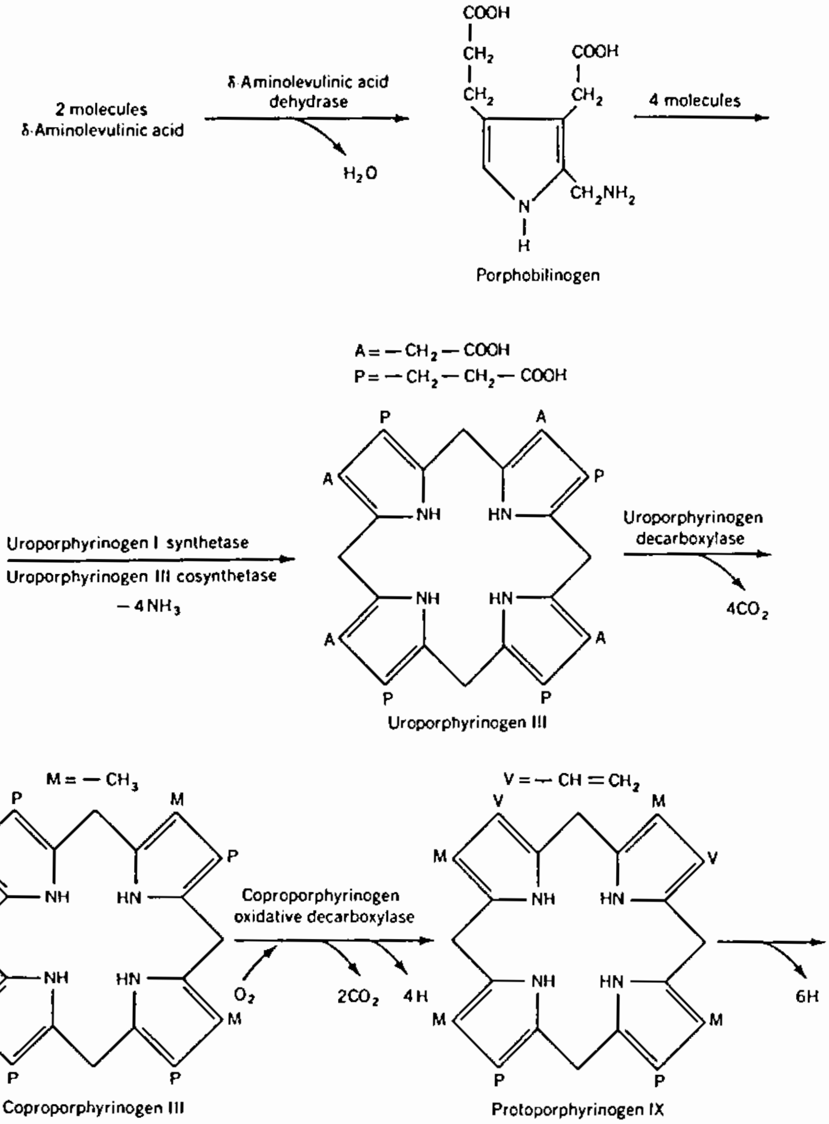
$$\text{Coproporphyrinogen} \xrightarrow{\text{Coproporphyrinogen oxidative decarboxylatse}} \text{protoporphyrinogen IX}$$

كمـــا يتكـــون نتيجـــة أكسدة الـــ protoporphyrinogen IX مركب الـــــ protoporphyrin IX الـــذى يتحـــــد من ثم مع المغنيسيـــــوم لتكويـــــن Mg-protoporphyrin . كما ان انزيم الـ Mg-protoporphyrin methyl esterase يساعد على اضافة مجموعـة الميثيـل methyl group الـى مركب Mg-protoporphyrin IX حيث يتكون Mg-protoporphyrin IX monomethyl ester كمـا توضحهـا المعادلـة التالية:

$$\text{Mg-protoporphyrin IX} + \text{Methyl group} \xrightarrow{\text{Mg-protoporphyrin methyl esterase}} \text{Mg-protoporphyrin IX monomethyl ester}$$

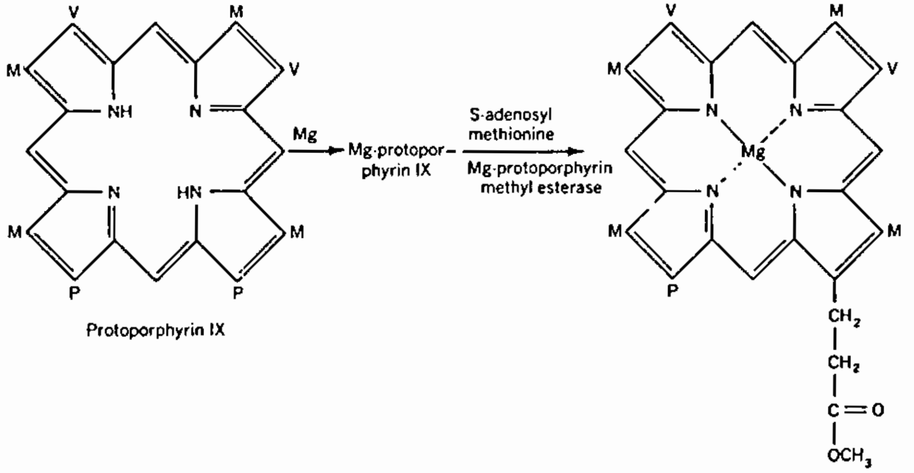
ويعتقـد ان مجموعـة المثيـل Methyl group فى هذا التفاعـل هى: S- adenosyl methionine .

ان التفاعل التالى فى سلسلة التفاعلات المؤدية الى البناء الحيوي biosynthesis، للكلورفيل يتلخص فى تحويل Mg- protoporphyrin IX monomethyl ester الى الكلوروفيليد الاولى protochlorophyllide . هذا ولم يعثر على اثر للكلوروفيل فى بادرات مغطاة البذور angiosperms تلك التى استنبتت ونمت فى الظلام فقط. ويرجع سبب سيادة اللون الاصفر لهذه البادرات النامية



فى الظـلام etiolated الـى وجـود صبغـات الكاروتينيـات carotenoids. كم تم الكشف ايضاً عن وجود كميات من الكلوروفيليد الاولى protochlorophyllide والكلوروفيـل الاولـــى protochlorophyll تلك التـــى اكسبت البـــادرات مع الكاروتينيات اللون الاصفر المخضر.

يتكون الكلوروفيل الاولـى نتيجـة لاضافـة مجموعـة الفيتـول phytol group الـى الكلوروفيليد الاولى. وحسب ما كان يعتقد سابقا ان كلورفيل يتكون مباشرة من الكلوروفيل الاولى. غير اننا اليوم توجد لدينا شواهـد مقنعـة علـى أن كلوروفيليـد a- (chlorophyllide -a) يسبق تكوين كلوروفيـل —a مبـاشرة. حيث عندمـا عرضت البادرات، المغطاة البذور، للضوء بعد حجبها عنه فى الظلام، سرعان ما اختـزل الكلوروفيليـد الاولـى ليكـون كلوروفيليـــد —a (1،31،32،59،84) لاحـــظ ان ذرات الهيدروجيـن فى هذا الاختـزال الضوئـى photoreduction تضاف الـــى ذرات الكربون السباعية والثمانية. ان الخطـوة الاخيـرة فى بنـاء كلورفيـل -a يجـرى تنشيطها بواسطة انزيـم chlorophyllase الـذى يساعـد فى استـرة esterification مجموعة الفيتـول phytol group لتكويـن كلوروفيليـد – a الـذى يكـون بدوره كلوروفيل – a. على الرغم من عدم توفر البراهين الكافية يعتقد معظم الباحثين ان كلوروفيل – b يتكون من كلورفيل a (10،12،78).



Protoporphyrin IX

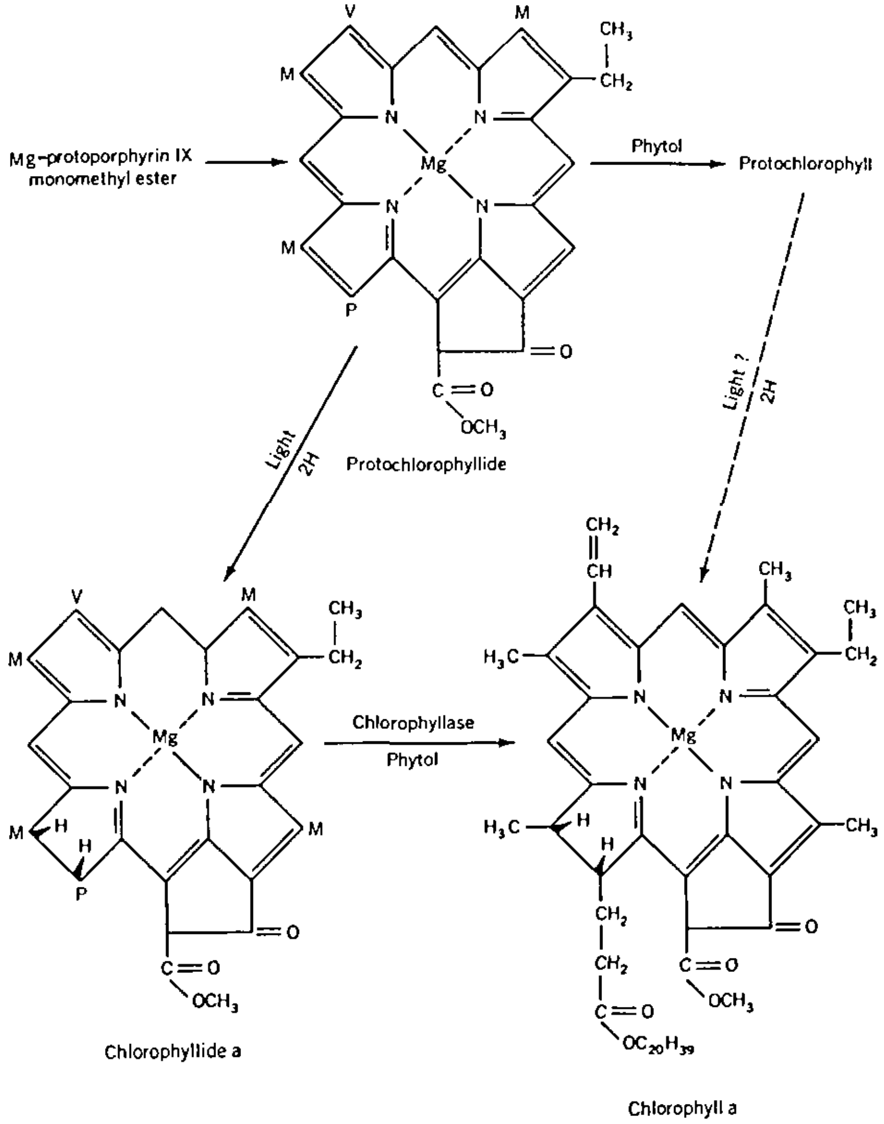
Mg-protoporphyrin IX monomethyl ester

بينما يظهر الاحتياج للضوء من اجل تحويل الكلوروفيليد الاولى الى كلوروفيليد – a، يظهر انه احتياجاً مطلقاً بالنسبة لمغطاة وعارية البذور وكذلك بالنسبة لبعض السرخسيات ferns والكثير من الطحالب. الا ان الكلوروفيل يمكن ان يتكون فى الظلام تماماً من خلال انشطة انزيمية. يقترح البحث الذى اجراه سداينا Sudyina على العديد من عاريات البذور (83) ان مسار التمثيل الحيوى biosynthesis فى تكوين الكلوروفيل يتطابق فى عمليتى النور والظلام. غير انه علينا ان نتذكر اقتراح بعض الباحثين بأن تكوين δ- aminolevulinic يتم بمساعدة الضوء. واذا ما كان هذا صحيحاً ربما نعثر على فارق بين عمليتى تخليق الكلوروفيل فى النور والظلام، فى هذا الجزء المبكر من مسار التمثيل الحيوى (22).

هناك علاقة وثقى بين الكلوروفيلات والـ metalporphyrins فى الخلية الحية وكذلك صبغة الدم heme والسيتوكرومات cytochromes . ان الفارق الاهم بين الكلوروفيلات والمركبات الاخرى المذكورة يكمن فى احتواء الكلوروفيل على المغنيسيوم والفيتول الطرفى phytol tail بينما تحتوى السيتوكرومات وصبغة الدم على الحديد وتفتقر الفيتول الطرفى. ومما يبعث على الاهتمام ان كل هذه المركبات يبدوا انها تنشأ عبر مسارات كيميائية حيوية متطابقة.

صبغيات الكاروتينيات: Carotenoid pigments

تعتبر الكاروتينيات (كاروتينويد) من مركبات الدهنيات (اشباه الدهون) lipids الموزعة بانتشار كبير فى كل من الحيوان والنبات، والتى تتفاوت فى الوانها بين الاصفر والقرمزى (الارجوانى) purple . تتواجد الكاروتينيات بتراكيز مختلفة فى غالبية النباتات الراقية وفى الكثير من الكائنات الدقيقة microorganisms، بما فى ذلك الطحالب الحمراء والخضراء، وبكتريا البناء الضوئى، والفطريات (37). ونبدأ بالكاروتين carotene بوصفه اول هذه المجموعة، ولقد سمى كذلك نسبة الى الجزر (carrot) حيث فصل من انسجة جذره من قبل العالم ويكن رودر Wackenroder عام 1831. ولزم الامر الانتظار

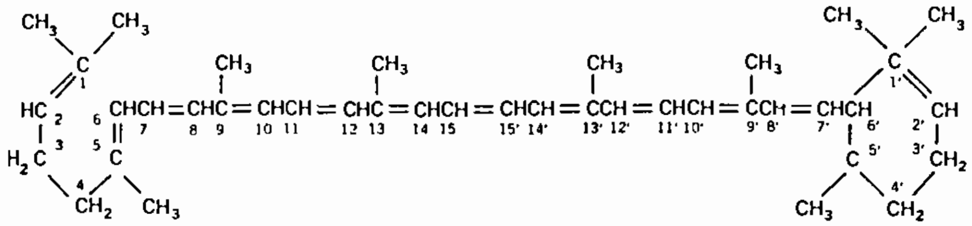


الى عام 1925 للتعرف بدقة على تراكيب بعض الكاروتينيات من قبل بعض الباحثين وعلى رأسهم كاير Karrer وجاكر Jucker وليدرر Lederer وكون Kuhn وزيخميستر Zechmeister.

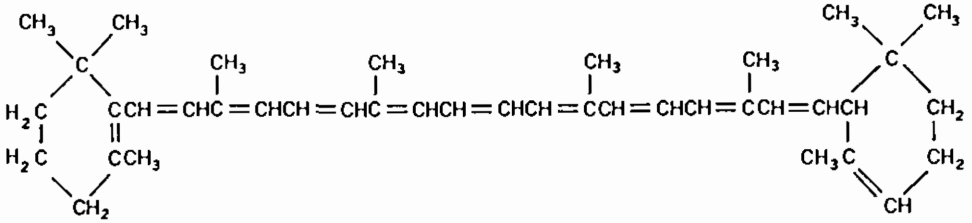
يمكن اعتبار الكاروتينيات الطبيعية مشتقات من الليكوبين lycopene وهو صبغة حمراء توجد فى الطماطم والعديد من النباتات الاخرى. والليكوبين هو

مركب هيدروكربوني hydrocarbon مستقيم السلسلة straight chain وشحيح التشبع highly unsaturated يتكون من وحدتين متماثلتين ترابطـــان بآصرة مزدوجة بين ذرات الكربون الخامس عشر والخامس عشر مكرر (15 و ´15) اما تركيبه الكيميائي فهو $C_{40}H_{51}$. من المرجح ان كلاً من نصفي الجزيء مشتقة من اربعة وحدات للايسوبرين isoprene علما بان التركب الكيميائي للأخير هو $CH_2 = C(CH_3)\text{-}CH = CH_2$. وبهذا تكون الكاروتينيات مركبة من ثماني متبقيات لاشباه الايزوبرين isoprene - like residues. نورد فيما يلي التراكيب الجزيئية لثلاث انواع من الكاروتينيات:

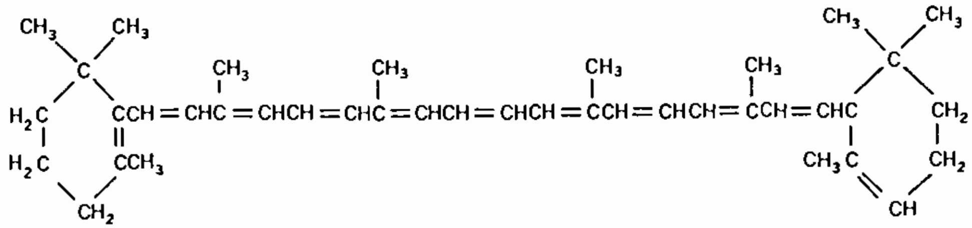
ان اكثر الكاروتينيات الموجودة في انسجة النباتات هي صبغة البيتا كاروتين β.carotene، البرتقالية المصفرة، التي تتواجد عموماً مع كميات متغايرة من الالفا ـ كاروتين α-carotene (0-35%)(57).



Lycopene



α-Carotene



β-Carotene

تسمى الكاروتينيات الهيدروجينية (اى تلك الكاروتينيات التى تتألف من الكربون والهيدروجين وحدهما) بالكاروتينات carotenes اما تلك الكاروتينيات الحاوية على الاوكسجين فتلقب بالزانتوفيلات xanthophylls. على وجه العموم تنتهى الاسماء المستخدمة فى اللغة الانجليزية لوصف انواع الكاروتين المختلفة بالكاسعة (النهاية) ene-، بينما تنتهى تلك التى تصف انواع الزانتوفيل بالكاسعة in-. توجد الزانتوفيلات بوفرة كبيرة فى الطبيعة اكثر من وجود الكاروتينات، كما يمكن ان تزيد الاولى فى الاوراق النامية حتى تصل فى تركيزها الى ضعف الكاروتينات (1:2) (37). يوضح الجدول (10-1) اهم الزانتوفيلات الموجودة فى الاوراق الخضراء.

جدول 10-1 : الزانثوفيلات الرئيسية الموجودة فى الأوراق الخضراء*.

الصبغة Pigment	التركيب Structure	الكمية النسبية % Relative amounts % of the total
cryptoxanthin كربتوزانثين	3-hydroxy-β-carotene	4
lutein ليوتين	3, 3-dihydroxy-α-carotene	40
zeaxanthin زيازانثين	3, 3-dihydroxy-β-carotene	2
violaxanthin فيولازانثين	5, 6, 5', 6'-diepoxyxedzanthin	34
neoxanthin نيوزانثين	(تركيب المحلول غير معروف بالضبط) $C_{40}H_{56}O_4$	19

*أخذت الأرقام عن جودوين (Data from Goodwin (1960)

توجد الكاروتينيات مثلها فى ذلك مثل الكلوروفيل، فى البلاستيدات الخضراء وكذلك فى الكروماتوفورات chromatophores (19، 88، 91)، فى صورة مركبات بروتينية غير قابلة للذوبان فى الماء. وحسب ما اقترح كدوين (37) Goodwin ربما ترتبط الكلوروفيلات والكاروتينيات بنفس نوع البروتين مكونة بذلك مركب يعرف باسم الفوتوسينثين photosynthin. وكما يعتقد الكثير من البحاث فأن الوضع المتميز specific orientation الذى تكتسبه الكاروتينيات فى علاقتها بالكلوروفيلات ضمن المنظومة الصفيحية lamellar system للبلاستيدات الخضراء له شأن كبير فى عملية البناء الضوئى.

لقد ركزت غالبية الدراسات، كما هو متوقع، اهتمامها فى الدور الفسيولوجى (الوظيفى) للكاروتينيات على العلاقة الرابطة مع فيتامين – A وتغذية الحيوان. الا ان ابحاث السنوات الاخيرة قد اولت اهتماماً متزايداً لدور الكاروتينيات فى النبات. لقد تم الكشف عن دورين مميزين للكاروتينيات فى البناء الضوئى:

1- وقاية الكلورفيل من الاكسدة الضوئية photooxidation 2- امتصاص طاقة الضوء ونقلها الى كلوروفيل – a.

حماية الكلوروفيل من الاكسدة الضوئية Protection against photoxidation of chlorophyll :

لقد كشف ستانير Stanier (80) عن الدور الذى تلعبه الكاروتينيات فى منع تأكسد الكلوروفيل ضوئياً وذلك باستخدامه بكتريا البناء الضوئى. واجرى ساجر Sager (72) نفس الشيء بالنسبة للطحالب. ان Rhodopseudomonas spheroides Rhodopse الزرقاء – المخضرة والمتحولة بالطفرة الوراثية تعتبر عملياً خالية من الكاروتينيات، ولهذا فهى معرضة بلا حماية للأكسدة الضوئية بوجود الكلوروفيل كعامل مساعد chlorophyll - catalyzed وبوجود الاوكسجين. غير ان الـ R. spheroides تنمو وتقوم بالبناء الضوئى تحت الظروف اللاهوائية. كما تم استعراض الوقاية من الاكسدة الضوئية بمساعدة الكاروتينيات بطريقة مماثلة وبمعاملة خلايا الرودوسبيريلم Rhodospirillum rubrum بعد معالجتها بمركب الفينيل امينى الثنائى diphinylamine من قبل الباحثين كوهين – بازير Cohen - Bazire وسلاينير Slainier(21). تعتبر الخلايا المعاملة بـ diphynylamine، الذى يثبط بناء الكاروتينيات، خالية من صبغات الكاروتينيات.

لقد وجد ان الكلاميدومونس Chlamydomonas الذى حصلت فيه طفرة وراثية ذو اللون الباهت يخلو تماماً من صبغات الكاروتينيات. وكالمتوقع ينمو هذا النبات فى الظلام بنشاط، ويموت فى حال تعرضه للضوء (72). وبالفعل فأن الكثير من نباتات الطفرات الكلوروفيلية – هكذا تدعى (اى التى تفتقر للكلوروفيل)، هى ايضاً طفرات كاروتينية (تفتقر ايضاً للكاروتينيات). حيث يبدو ان الكلوروفيل يتكسر destroyed عن طريق الأكسدة الضوئية فى الحقل.

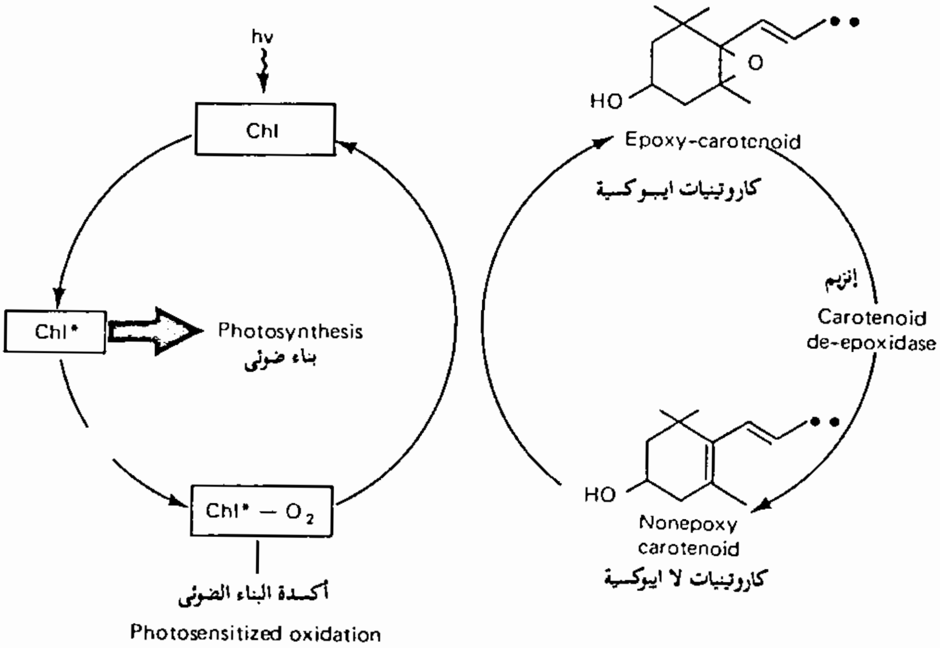
لقد كشف ايضاً عن دور الكاروتينيات الوقائى ضد الاكسدة الضوئيـة للكلورفيل بالنسبة للنباتات الراقية. فعلى سبيل المثال عندما تعرض للضوء طافرة – الذرة corn mutant، وهو البادرة البيضاء – 3 (white seedling - 3)، وهو نبات خال من الكاروتينيات (52)، فى ظل الظروف الهوائيـة aerobic conditions، سرعان ماتبدأ بتكوين الكلوروفيل ولكن سرعان ما يتحطم الكلوروفيل اذا ماظل النبات فى الضوء لفترة طويلة، مما يوحى بان بادرة الطفرة هذه قادرة على تكوين الكلورفيل ولكنها غير قادرة على حمايته من الا كسدة الضوئية (49). ويستدل على ان ماحدث هو بفعل الاكسدة الضوئية فى حقيقة ان فقد الكلوروفيل لا يحدث عند اضاءة النبات المتحول بالطفرة الوراثية فى جو نيتروجينى. لقد استخدم نبات عباد الشمس المتحول بالطفرة الوراثية ايضاً فى استعراض دور الوقاية التى تقوم به الكاروتينيات ضد الاكسدة الضوئية.

ويعتقد الكثير من الباحثين ان الكاروتينيات تقى الكلوروفيل من التأكسد ضوئياً وذلك بقيامها بدور الاساس substrates المفضل اثناء اكسدة البناء الضوئى. لقد كان كالفن Calvin اول من اقترح هذا عام 1955 (18) وتبعه سستروم Sistrom عام 1956 (79). ونتيجة هذه الابحاث يظن ان الكاروتينيات تتأكسد بفعل تكوين الايبوكسيدات epoxides التى تتكون بمساعدة الضوء عبر أواصر مزدوجة ومن ثم اختزالها من قبل انزيمات تفاعلات الظلام لقد قدم لوندغارت Lundegarh(55) دلائل توحى بامكانية تحول الكاروتينيات الى زانتوفيلات فى تفاعل مساعد ضوئياً يجرى فى البلاستيدات الخضراء لنبات السبانخ.

لقد استعرض بامجى Bamji وكرينسكى Krinsky (6) عملية الاختزال فى الظلام الحاصلة للايبوكس – كاروتينيات epoxy - carotenoid التى تتحول الى اللاايبوكسى – كاروتينيات nonepoxy - carotenoid والتى تحدث فى اليوغلينا جراسيلس Euglena gracilis . ويساعد فى حدوث هذا التفاعل انزيم carotenoid deepoxidase. كما اثبت ان عكس التفاعل اى اعادة تكوين الايبوكسى كاروتينيات يحدث فى اليوغلينا جراسيلس بتأثير الضوء والاوكسجين الجزيئى. لقد استخلص كرينسكى (51) من هذه النتائج اقتراح وجود دورة ايبوكسيدية

epoxide cycle وظيفتها وقاية الكلوروفيل ضد الاكسدة الضوئية شكل (4-10) وعلى وجه العموم يعود الكلوروفيل المنشط بفعل امتصاصه للضوء الى حالته الاصلية original state نتيجة مشاركته فى البناء الضوئى. الا ان الكلورفيل المنشط يمكن ان يتحد مع الاوكسجين الجزيئى، الذى يمكن فى الاخير ان يتأكسد ضوئياً photooxidation . ان مركب الكلوروفيل مع الاوكسجين chlorophyll - oxygen، يمكن أن يفقد نشاطه بتأثير الكاروتينيات اللاايبوكسية التى تتأكسد بدورها مكونة مشتقات ايبوكسية epoxide derivative . ومن ثم يمكن اعادة توليد الكاروتينيات اللاايبوكسية والواقية وذلك من مشتقاتها الايبوكسيَه عبر تفاعل ظلام dark reaction بوجود انزيم carotenoid deepoxidase يساعد فى حدوث هذا التفاعل.

انتقال الطاقة الى الكلوروفيل Transfer of energy to chlorophyll : بسبب وجود

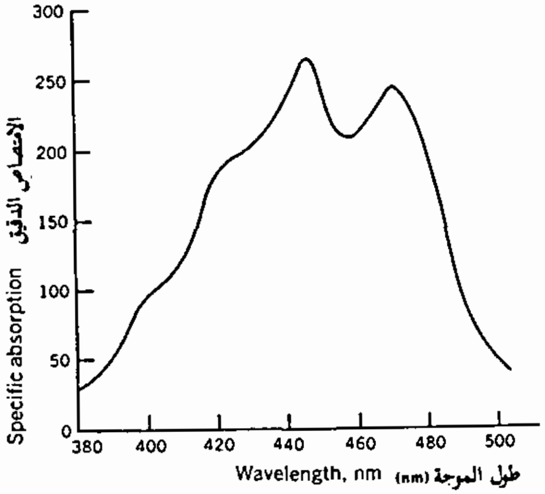


شكل 4-10 : دورة الأبوكسايد وتثبيط مركبات الكلوروفيل والأوكسجين المهيجة (عن كرينسكى 1966 N.I.Krinsky ، فى مادّة واردة فى كتاب جودوين Goodwin وآخرين، كيمياء البلاستيدات الخضراء الحيوية (بالانجليزية) نيويورك Academic Press

الكاروتينيات فى كل انسجة البناء الضوئى photosynthetic tissue يمكن للمرء ان يستنتج دورها فى هذه العملية الحية. غير ان هذا الدور هو ثانوى حتماً بسبب ان الانسجة الغنية بالكاروتينيات والخالية من الكلوروفيل لا تشارك فى البناء الضوئى. يعتقد الكثير من الباحثين (20،23،76) ان الطاقة الضوئية التى تمتصها الكاروتينيات تنتقل الى كلوروفيل – a (او كلوروفيل البكتريا – bacteriochlorophyll- a a) وهناك ينتفع بها فى عملية البناء الضوئى. ولقد تحصلوا على دليل بيّن لحدوث ذلك من النظر فى امتصاص الضوء بواسطة الكاروتينيات والذى ينتج عنه فلورة الكلوروفيل Fluorescence of chlorophyll. ويوضح الشكل (5-10) الطيف الامتصاصى absorption spectrum لكروتين – p.

صبغات الفيكوبلينات Phycobilins

يظهر ان البليبروتين biliprotein الاحمر والازرق والذى يسمى بالفيكواريثرينات phycoerythrins والفيكوسيانينات phycocyanins على التوالى، يوجد فى الطحالب وحدها. وعلى اسوء الاحتمالات فصلت هذه المركبات من الطحالب فقط (65). يعتبر الفيكوبلين phycobilin، وهو واحد من شقى البليبروتين فى الكروموفور *chromophore*، شديد الارتباط بالبروتين المشارك معه مما يعقد دراسة امر الفيكوبلينات فى حالتها النقية. وبالتالى فأن معلوماتنا



شكل 5-10 : طيف امتصاص كاروتين–بيتا فى الهيكسين hexane (عن تشلى Zscheile وآخرين، 1942، مجلة فسيولوجيا النبات، 331:17).

عن هذه الصبغات اتت من دراسة مركب الصبغات مع البروتين Pigment - protein complex.

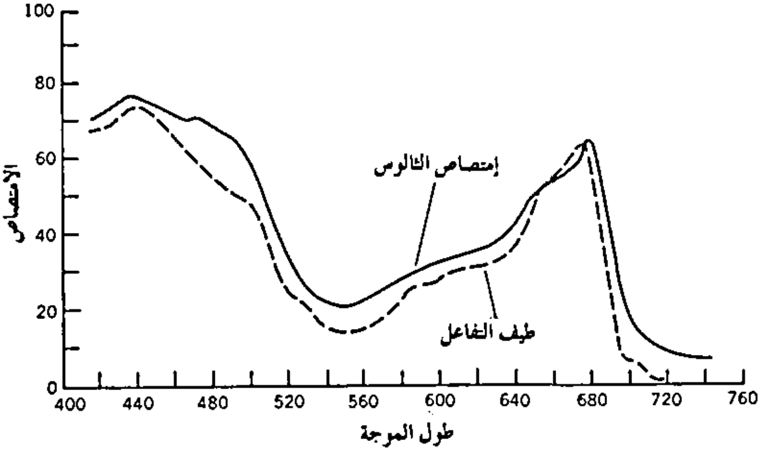
تكتسب الاطياف الامتصاصية للفيكوبلينات اهمية خاصة عندما يؤخذ فى الاعتبار نشاط الاخيرة فى نقل الطاقة الضوئية الى الكلوروفيل للانتفاع بها فى البناء الضوئى. هذا وللطيف الامتصاصى لصبغة الـ R – فيكواريترين نهايات عظمى عند 495 و 540 و 565 نونومتر (nm) مع قدر وفير من الامتصاص عموماً فى المجال من 495 - 565 نونومتر (nm) (25). وبالمثل يمتلك الطيف الامتصاصى للـ R – فيكوسياتين نهايات عظمى عند 550 و 615 نونومتر مع امتصاص عال نسبياً فى المنطقة بينهما (53).

لقد سبق وان ذكرنا ان الكاروتينيات والفيكوبلينات تتمتع بجانب الكلوروفيل بفعالية فى امتصاص طاقة الضوء التى ينتفع بها فى البناء الضوئى. ويعتبر الدور الذى تلعبه الكاروتينيات والفيكوبلينات دوراً غير مباشر يكمن فى كون ان الطاقة التى يمتصاها تنتقل الى الكلوروفيل قبل ان تصبح «فعالة active» فى البناء الضوئى. يمكن التحصل على شواهد تجريبية على مشاركة صبغات غير الكلوروفيل (تسمى احياناً بالصبغات الاضافية – المساعدة accessory pigments) فى البناء الضوئى وذلك من عقد مقارنة بين الطيف الامتصاصى لخلية حية وطيفها الفاعل action spectrum. يمكن الحصول على الطيف الفاعل عن طريق قياس معدل البناء الضوئى المتأثر بالضوء، بتغيير اطوال موجاته وتثبيت شدته. يعتبر الشكل (6-10) مثالا للطيف الفاعل.

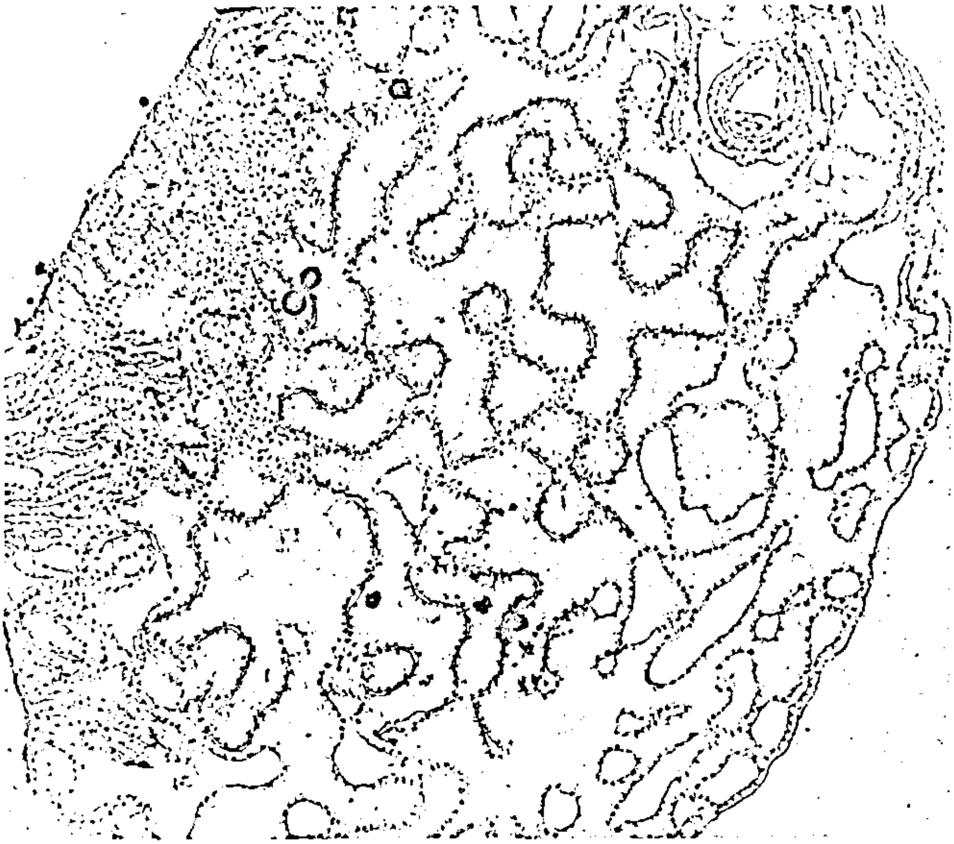
نطرح هنا سؤالاً عن المواقع الفعلية لتواجد الفيكوبلينات. تحتوى الطحالب الحمراء على بلاستيدات خضراء بينما تحتوى خلايا الطحالب الزرقاء – المخضرة والقسم الطحلبى من الكريبتوفايتا Cryptophyta على تركيب صفائحى حر lamellar structure (ونقصد بذلك ان هذا التركيب لا يحدده غشاء كما فى البلاستيدات الخضراء). لقد اقترح جيرود Giraud (34) ان الفيكوبلينات تتواجد فى حيز matrix البلاستيدة الخضراء. كما اظهر تحليل الفحوص المجهرية الالكترونية التى اجراها بوجاراد Bogorad واخرون (14،11) على التركيب

الصفائحى للعديد من النباتات التى حدثت فيه طفرة كالـ Cyanidium caldarium – التى افتقر بعضها للفيكوبلينات – تعضيداً لملاحظات جيرود Giraud. فلقد اكتشف هؤلاء الباحثون ان صفائح lamellae النبات البرى لم تكن اكثر سماكه من صفائح تحوراته الطفرية التى خلت من الفيكوبلينات، مما يوحى ان هذه الصبغات لا تدخل فى التركيب الصفائحى.

يوحى البحث الذى اجراه كل من غانت وكونتى Gantt and Conti (30) على الطحلب الاحمر بورفيريديوم كريونتم Porphyridium cruentum ان صبغات الفيكوبلينات لا تتواجد حرة فى حيز البلاستيدة بل توجد مرتبطة بصفائح البلاستيدات الخضراء. ويتحدد الفيكواريثرين فى هذا الكائن الحى فى حبيبات صغيرة متصلة بالصفائح فى ترتيب عالى الانتظام شكل (10-7). على الرغم من احتمال الخلط بين هذه الحبيبات وبين الريبوسومات ribosomes، الا ان الحبيبات تكون اكبر من الريبوسومات ولا تتواجد فى الترتيب المميز للريبوسومات المحددة باغشية. كما انها تتمتع بمقاومة استخلاص انزيم الرايبوكليز ribonuclease. لقد تمت ملاحظة وجود حبيبات الفيكواريثرين فى طحالب حمراء اخرى.



شكل 10-6 : طيف التفاعل وطيف الامتصاص لثالوس طحلبى أخضر Ulva teaniata، لاحظ أن البناء الضوئى يكون نشطاً عند أطوال الموجات 480-500 نانومتر، مما يشير إلى بعض من انتقال الطاقة من الكاروتينيات إلى الكلوروفيل (عن هكسو Hexo وبلنكس Blinks . 1950، مجلة الفسيولوجيا العامة، 89:33. بتصريح من University press).



اكتشف غانت وكونت (30،29،28) ان الحبيبات الموجودة فى الطحالب حيث يكون الفيكوسيانين هو السائد على الفيكوبلين، يحل محلها «صفوف مجزءة ومخلخلة تتكون من اقراص رقيقة». لقد لاحظنا هذا النوع من التصفيف او التنظيم مثلاً فى الـ P. aerugineum وهو طحلب يكون الفيكوسيانين فيه هو الفيكوبلين السائد.

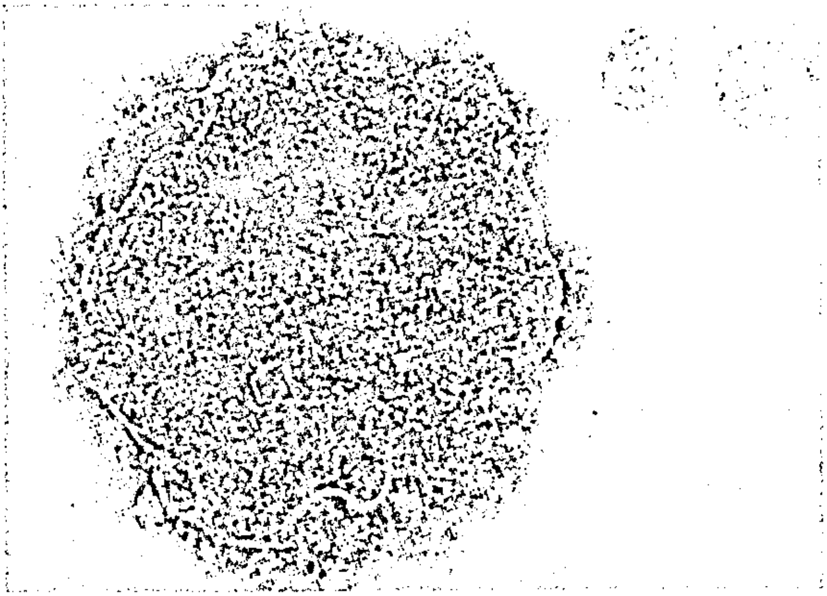
البلاستيدات الخضراء The chloroplasts

تبدأ عملية البناء الضوئى الرائعة وتنتهى برمتها فى حدود البلاستيدة الخضراء، التى هى من الدقائق السيتوبلازمية التى تدهش العقول بدرجة تعقيدها فى البنية. وكيف لا والبلاستيدة الخضراء المضاءة تمتص الطاقة الضوئية

وكذلك ثاني اوكسيد الكربون حيث يتم تحويله الى النشاء ويتم ايضاً تحرير الاوكسجين فبهذا التركيب السيتوبلازمي الدقيق او نظيره في بكتريا البناء الضوئي، ونعني الكروماتوفور chromatophore، يتعلق كل نظام الكائنات الحية ويرتبط وجودها ذاته.

تركيب (بنية) البلاستيدة الخضراء Structure of the chloroplast

يغلف محتويات البلاستيدة الخضراء غلاف يتألف من غشائين يطويان حيزاً. يتميز الغشاءان بالنعومة والاستمرارية دونما ثقوب او نتوءات (72). لقد تم الحصول على شواهد بان غلاف البلاستيدة الخضراء ذو نفاذية تفاضلية differentially permeable. فعلى سبيل المثال لاحظ مدراك Mudrack (62) ان



شكل 7-10 : الصفحة السابقة: قطاع في بلاستيدة خضراء من الـPorphyridium cruentum. لاحظ أن الحبيبات مرتبطة بالجانب «الخارجي» لكل صفيحة lamellae، وخلو غلاف البلاستيدة منها.

الصورة العليا: حبيبات من قطعة أو جزء من بلاستيدة خضراء لنفس النبات السابق، بدرجة تكبير عظمى، وتوضح الوحدات الفرعية المميزة، رغم دقتها. (عن جانت Gantt وكونتي Conte 1967. في مقالتهما «عن تحول الطاقة عبر جهاز البناء الضوئي»، القيت في المؤتمر البيولوجي في بروكهافن، مجلة البيولوجيا، 393:19).

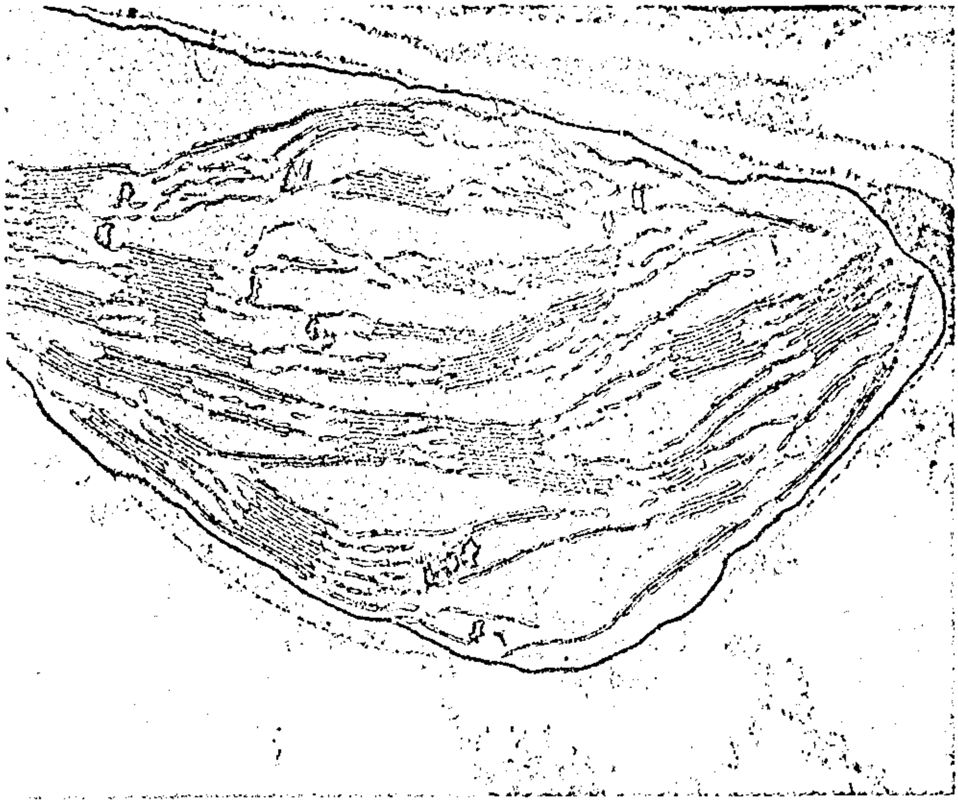
البلاستيدات الخضراء للـ Agapanthus umbellatus قد تبلزمت وفكت بلزمتها deplasmolyzed بنفس المعنى المقصود فى الحديث عن الخلية عند تعريضها لمحاليل ذات جهود ازموزية osmotic potentials مختلفة.

يكشف القطاع المأخوذ فى بلاستيدة خضراء عن منظومة معقدة من الأغشية ضمن حيز حبيبى. تسمى الاغشية الداخلية هذه بالصفائح، كما يشار الى الحيز المحيط بها بالستروما stroma. كما تظهر الصفائح متزاوجة فى القطاع وذلك بما يؤدى لظهور تراكيب اشبه بالاكياس اسماها مينكه Menke(60، 61) بالثايلوكويدات thylakoids. وفى البلاستيدات الخضراء للنباتات الراقية تنتظم بعض الثايلوكويدات (ثايلوكويدات – الجرانا (granum thylakoids) فى مجاميع يفصل كل مجموعة عن الاخرى فراغ مكونة تراكيب عالية الانتظام تدعى بالجرانا grana. وتمتد بعض الثايلوكويدات للجرانا الواحدة عبر الستروما بالارتباط بجرانا اخرى. تسمى حلقات الوصل بين الجرانات احياناً بصفائح الستروما او بثايلوكويدات الستروما stroma lamellae or stroma thylokoids.

تفتقر بلاستيدات الطحالب الخضراء الى الجرانا، كما وان صفائح الطحالب الخضراء – المزرقة توجد معراة فى السيتوبلازم بلا غلاف يأويها. وفى هتين الحالتين توجد صبغات البلاستيدة الخضراء موزعة بانتظام على او فى غضون الصفائح. ولكن صبغات البلاستيدة الخضراء للنباتات الراقية توجد محددة فى الجرانا. فى حالة وجود الفيكوبلينات فأنها تتواجد فى شكل حبيبات صغيرة ترتبط بالصفائح (انظر شكل 10-7).

يوجد فى حيز البلاسيتدة علاوة على المنظومة الصفائحية حبيبات وقطيرات دهنية lipid droplets وحبيبات من النشاء واخيراً حويصلات. كما يوجد احيانا ضمن حيز البلاستيدة فى خلايا الطحالب بقعه عينية eye spots ومراكز نشوية pyrenoids. ويوضح الشكل (10-8) صورة بالمجهر الالكترونى لبلاستيدة خضراء لنبات راقى نمطى.

صفائح البلاستيدة الخضراء The chloroplast lamella : كما سبق وان ذكرنا تتحدد



شكل 8-10 : صورة بالمجهر الالكترونى توضح قطاعاً عرضياً فى بلاستيدة خضراء لنبات السبانخ كامل النمو، صبغت ببرمنجنات البوتاسيوم $KMnO_4$ (عن بارك Park 1965، الواردة فى كتاب فيرنر Varner وآخرين. كيمياء النبات الحيوية نيويورك Academic Press).

الصبغات الفعالة فى البناء الضوئى ضمن نظام الصفائح فى البلاستيدة الخضراء. ففى الاشكال الادنى لحياة النبات تتوزع الصبغات بانتظام على كامل سطح الصفائح، بينما تتحدد الصبغات فى الاشكال الارقى للنباتات بمساحات معينة من الصفائح. وتوجد هذه المساحات فى العادة فى طبقات الواحدة منها فوق الاخرى ويسمى الصف منها بالجرانا. ويبدوا ان هناك اجماع بين العديد من المختبرات على ان اغشية البلاستيدة الخضراء تتكون من وحدات فرعية subunits من البروتين الدهنى lipoprotein(16،50،87) وتتكون هذه الوحدات الثانوية حسبما جاء فى ابحاث وير وبنسن Weier and Benson(87) واخرين (4،15) من قلب بروتينى protein core يغطيه غلاف من الدهنيات. كما يفترض

ان الغشاء الخارجى للبلاستيدة الخضراء يتكون من طبقة من الدهنيات.

يعتقد ان اغشية البلاستيدة الخضراء تتألف من صفيحة وحيدة من الوحدات الثانوية من البروتين الدهنى lipoprotein subunit. وفى المواضع حيث يلتقى غشاءان كما فى حالة الجرانا نلاحظ صفين من الوحدات الفرعية هذه شكل (9-10) وتسمى مساحات الالتصاق هذه بالحواجز partitions. كما توجد ثلاثة فراغات شفافة – الكترونية محبة للماء hydrophillic وهى الفراغات المحاطة بالاغشية الحبيبية وتدعى لاكيولى loculi، ثم الفراغات المحصورة بالأغشية الشبكية (صفائح الستروما) وتدعى القنيات الشبكية fert channels واخيرا الفراغ الحاوى للستروما والثايلوكويدات. تدعى اطراف الثايلوكويدات شبه القرصية بالحواف margins. وحيث ان اغشية الثايلوكويدات وخصوصاً حواجزها لا تنتفخ او تفقد الماء فأنه يعتقد انها غير محبة للماء hydrophobic(87).

يمثل الشكل (9-10) نموذجا لبلاستيدة خضراء مبين بها موضع واتجاه المركبات الاساسية التى تؤلف اغشية الثايلكويد. وتجاور الاغشية الكارهة للماء مواداً متميعة (مائية) aqueous materials يحويها حيز الستروما وقنيات شبكية fert channels واللأكيولى loculi. وتكون هذه الأغشية مبتلة بفعل الجوار، وبهذا يمكن الاستنتاج بان الاغشية مغلفة باغلفة محبة للماء بمعنى ان تكون هذه الاغلفة محيطة بالوحدات الفرعية المكونة للاغشية. ويمكن ان يتكون الغلاف المحب للماء من galactolipids والـ sulfolipids وهما من الدهنيات، ولهذين المركبين خواص سطحية surfactant ومجاميع بروتينية محبة للماء (67،87). كما ويملك تركيب الحاجز المزدوج بين وحدتين فرعيتين غلاف من الدهنيات المحبة للماء وذلك على الجوانب المواجهة للاكيولى. ولكن فى مواضع التحام وحدتين فرعيتين تتواجد مناطق كارهة للماء. وفى هذه المناطق بالذات تتركز جزئيات الكلوروفيل.

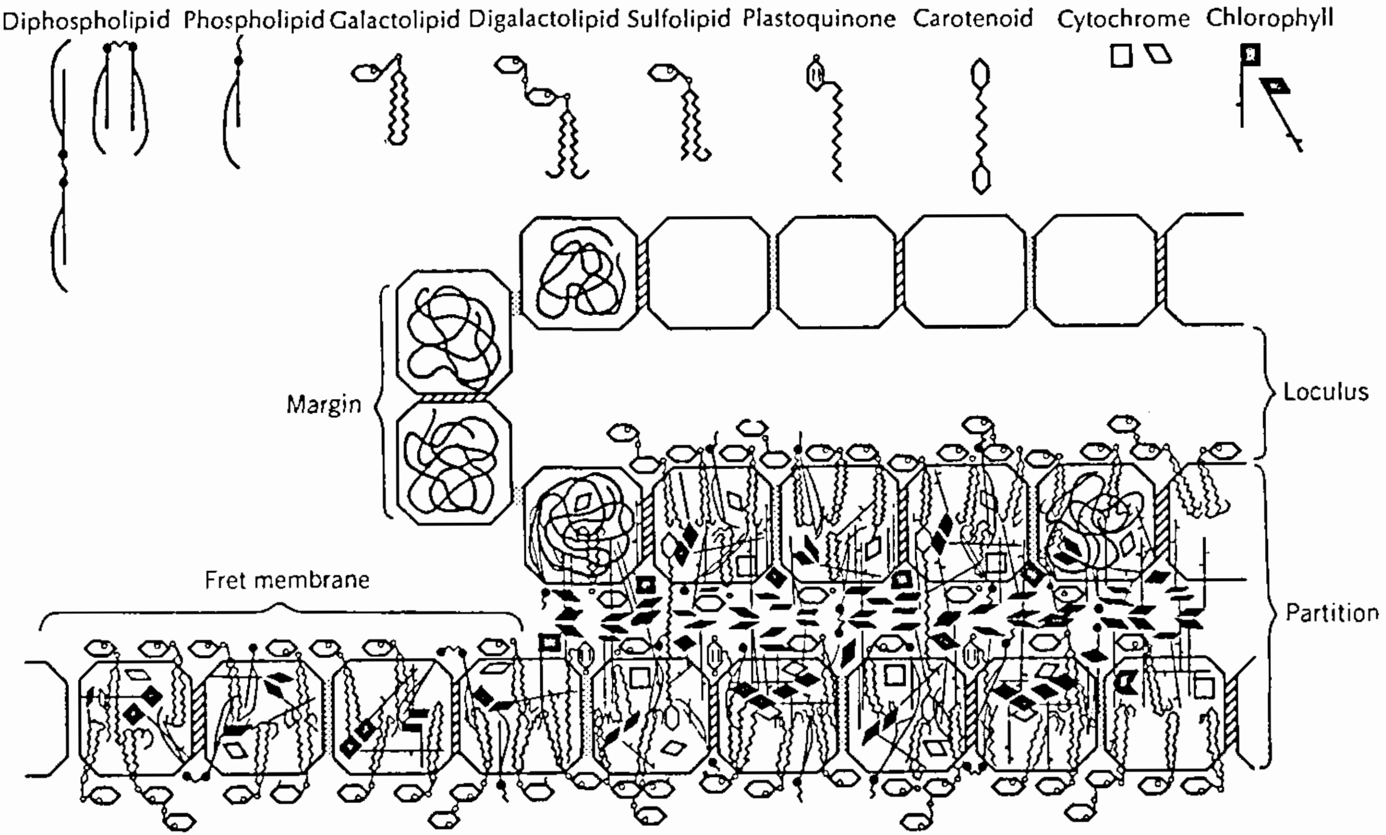
كما سبق وان اشرنا ان الاجزاء الخارجية من الوحدات الفرعية والتى تعتبر مكونات اغشية الثايلكويد، تتألف بدورها من مجاميع محبة للماء لسلاسل البروتين والمكونات الايونية الكربوهيدراتية المائية للدهنيات السطحية التى

تتألف منها الوحدات الفرعية. يتركز الجزء الغالب من المكون الكاره للماء لهذه الجزئيات فى دواخل الوحدات الفرعية. كما وان جزئيات الكلوروفيل الكاره للماء نسبياً فتتمركز فى مناطق اتصال الحواجز. ربما تكون جزئيات الكلوروفيل مغلقة تماماً بالوحدات الفرعية، او ربما تحتل «رؤوسها» البورفيرينية porphyrin "heads" - وهى الاكثر حباً للماء، تحتل المساحة بين الوحدات الفرعية، بينما تدفن «ذيولها» الكارهة نسبياً للماء، فى داخل الوحدات الفرعية. وهكذا يكون ترتيب جزئيات الكلوروفيل داخل الحاجز غير متجانس. تحوى الاغشية الشبكية على جزئيات الكلوروفيل ايضاً. وفى هذه الحالة تغلف الوحدات الفرعية هذه الجزئيات تماماً. يوضح النموذج الذى اتى به وير وبنسن Weier - Benson على تحديد مواضع الجزئيات الاخرى مثل الكاروتينيات والسايتوكرومات cytochromes والبلاستوكوينون plastoquinone والدهنيات الفوسفاتية phospholipids داخل اغشية الثايلكون شكل (10-9).

لقد اخذ فى اعتبار الدراسات ايضاً (87) احتمال مطابقة الوحدات الفرعية الاربعة المكونة للحواجز، مع الكوانتسوم quantasome انظر شكل (11-5). هذا مع العلم بان الترتيب الكيميائى وتحديد الموضع والاحجام تتطابق نوعاً ما. واخيراً يعتقد بان الكوانتسوم يتألف من اربعة وحدات فرعية (68).

تكون البلاستيدة الخضراء: The formation of the chloroplast

كما كانت الحال فى الميتكوندريا، ظلت مسألة تغير عدد البلاستيدات الخضراء فى الخلية الواحدة بلا حل مرضى. يعتقد البعض انها تظهر من جديد بينما يعتقد الاخرون انها تظهر عن تطريق نوع من الاستنساخ. ولقد اقترح شكل للاستنساخ غير المباشر استوحى من مراقبة البلاستيدات التى فقدت بطريقة او باخرى قابليتها على انتاج الكلوروفيل. وعلى مايبدوا ان تلك البلاستيدات قد انتجت مثيلاتها اى بلاستيدات خالية من الكلوروفيل. علاوة على ذلك فقد روقب انقسام البلاستيدات الخضراء الناضجة وذلك فى العديد من انواع الطحالب وبعض انواع النباتات الراقية كالسرخسيات فى طورها

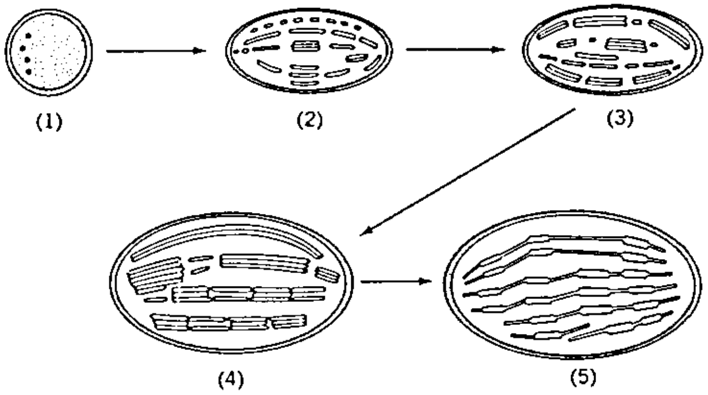


شكل 9-10 : نموذج وير–بنسون Weier - Benson ، ويوضح وضع وترتيب المركبات التى تتكون منها أغشية الثايلكويد thylokoid (عن وير وستوكنك وشموى Wier, Stocking and Shumy 1967. في بحث حول تحول الطاقة عبر جهاز البناء الضوئى، القى فى مؤتمر البيولوجيا فى بروكهافن. مجلة البيولوجيا. 353:19).

المشيجى fern gametophyte (67) ولكن كالفن Calvin قدم بعض المشاهدات دفاعاً عن القول بان البلاستيدات تخلق من جديد de novo، والكيفية التى تتمكن بها الخلية من بناء منظومة صفيحية (19)

ان التماثل بين العضيات السيتوبلازمية - اى البلاستيدات الخضراء والميتكوندريا تماثل مدهش حقاً. فكلاهما يتألف من مركبات بروتينية دهنية lipoprotein فى الأساس، وتحويان على انزيمات تنفسية وصبغات، وتنتج كل منهما الـ ATP، ويزيد حجم كل منهما فى الخلية، يغلف كل منهما غشاء مزدوج double membrane، تحوى كل منهما منظومة صفيحية داخلية واخيراً يوجد فى كل منهما الـ RNA والـ DNA المميزان.

لقد تتبع فون فتستين Von Wetstein (89) بمساعدة الميكرسكوب الالكترونى تطور البلاستيدة الخضراء ابتداءً من مرحلة ماقبل البلاستيدة proplastid وانتهاءًا بالبلاستيدة الخضراء كاملة النمو. اما المراحل، كما يظهرها الشكل (10-10) فهى على الوجه التالى: 1- الطور المتقدم لما قبل البلاستيدة الذى تبدأ فيه نشوء الحويصلات vesicles، التى تبدوا كبثور على الغشاء الداخلى لطور ماقبل البلاستيدة، 2- تترابط الحويصلات وترتب نفسها فى طبقات، 3- متابعة تلاحم ونمو المساحة السطحية للاقراص الصفيحية المتكونة (يمكن عند هذا الطور



شكل 10-10 : تطور البلاستيدة الخضراء. راجع النص للاستيعاب. (عن وتستين Wettstein، فى بحث بعنوان الجهاز الكيميائى الضوئى، تركيبه ووظيفته، الفى فى مؤتمر بروكهافن. مجلة البيولوجيا، 138:11).

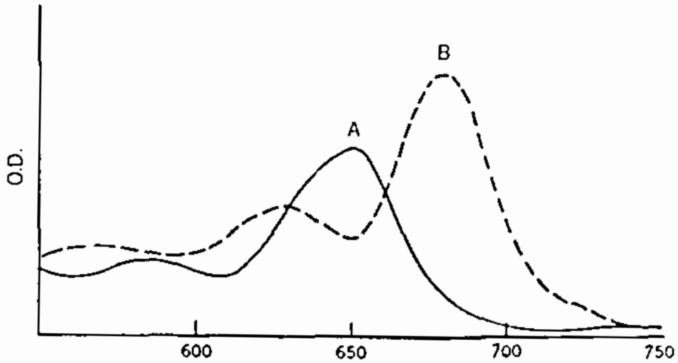
سهولة تمييز خاصية ازدواج الغشاء فى الصفائح، 4- تكاثر الصفائح بما يؤدى الى تكون منظومة صفيحية غير متقطعة بدرجة ما. 5- تمايز الجرانا differentiation of grana.

المنظومة الصفيحية ونشوء الكلوروفيل The lomellar system and chlorophyll formation

قامت ساجر Sager (72) بفحص بلاستيدات خضراء مأخوذة من سلالة الكلاميدوموناس الناتجة من طفرة. ولقد حرمت هذه البلاستيدات الخضراء من واحد او اكثر من مكوناتها وذلك فى محاولة للتعرف على تأثير المكون الغائب، ان وجد هذا التأثير، على التنظيم التركيبى للبلاستيدة الخضراء. ولقد وجدت ان وجود الكلوروفيل ضرورى لتكون الصفائح بينما لم تعثر على اثر ملحوظ لوجود الكاروتينيات او غيابها مخالفة لحالة الكلوروفيل، وذلك على النظام التركيبى للبلاستيدة الخضراء.

ان بداية التغيرات الحادثة لدى اضاءة نباتات سبق حجب الضوء عنها، يمكن تتبعها بطرق القياس الطيفية الضوئية spectrophotometically وذلك بالحصول على اطياف الامتصاص لانسجة الورقة قبل وبعد تعريضها للضوء (13). كما يوضح الشكل (10-11) فأن الكلوروفيليد الاولى protochlorophyllide للنباتات المحجوبة عن الضوء (الصفراء) تختزل بالضوء photoreduced الى الكلوروفيليد chlorophyllide، وهو المركب الذى يسبق الكلوروفيل فوراً. ويعتقد ان الاختزال الضوئى للكلوروفيليد الاولى يصاحبه تغيرات مبكرة فى الشكل الخارجى لتكوين الصفائح وترتيبها (13،90).

يظهر من التجارب التى اجراها كل من غاسمان وبوغوراد Gassman and Bogorad (31،32) ان الضوء لا يكتفى ببعث الاختزال الضوئى للكلوروفيليد الاولى ولكنه يعزز ايضاً تخليق مركب ماقبل الكلوروفيل الذى هو حامض δ- aminolevulinic acid (ALA). ويستوحون من هذا ان الجزئيات الانزيمية الداخلة فى تخليق الـ ALA تتكون اثر الاضاءة وبسببها. تقوم هذه الاستنتاجات



شكل 10-11 : المنحنى (A) يمثل طيف امتصاص ورقة شاحبة لنبات الذرة (المحجوب عن الضوء)، أما المنحنى (B) فيمثل طيف امتصاص النسيج كما فى (A) ولكن بعد تعريضه للضوء لمدّة 30 ثانية. يبلغ الامتصاص ذروته عند حوالي 650(nm) فى الحالة (A) يحصل مركب بروتين الكلوروفيليد الأولى protochlorophylid-protein (الهولوكروم holochrome). وعند تعريض النسيج للضوء يتم اختزال الكلوروفيليد الأولى إلى الكلوروفيليد. (عن بوجوراد Bogorad 1967، ترتيب البلاستيدة الخضراء وتطورها، ووردت فى كتاب سان بيترو San Pietro وجرير Greer وآرنى Arny وآخرين: حصاد الشمس – البناء الضوئى فى حياة النبات «بالانجليزية» نيويورك Academic press.

على دعامات من مشاهدات عدة: 1- تنتج اوراق الشعير الذى سبق حجبها فى الظلام وتم تجهيزها بالـ ALA مايصل الى عشرة اضعاف الكلوروفيليد الاولى، أى اكثر مما تنتجه اوراق المقارنة (39،40)، بما يوحى بوجود نزر يسير من الـ ALA فى الورقة المحجوبة فى الظلام، 2- يتراكم جزء قليل من الكلوروفيليد الاولى فى اوراق البازلاء بعد معالجتها بمركب الكلورمفينيكول chloramphenicol او البيوروما يسين puromycin (من المثبطات inhibitors فى تكوين البروتين) وذلك قبل الاضاءة، 3- ان تنظيم الـALA فى الاوراق السابق معالجتها بالكلورمفينيكول او البيورومايسين يتغلب جزئياً على تأثير هذه المثبطات.

الاستقلال الذاتى الوراثى للبلاستيدات الخضراء The genetic autonomy of chloroplasts

لقد ظهر بوضوح شديد فى السنوات القليلة الاخيرة ان البلاستيدات

الخضراء تملك استقلالاً ذاتياً ووراثياً وجزئياً. لقد كشفت العديد من الابحاث الحديثة النقاب عن وجود كل من الـ RNA والـ DNA المميزين في جوف البلاستيدة الخضراء (41،75،93). كما دعمت دراسات المجهر الالكتروني حقيقة وجود الـ RNA دعماً شديداً، تلك الدراسات التي تعرضت لرايبوسومات البلاستيدة الخضراء (46)، وذلك بعزلها عن البلاستيدات الخضراء ودراستها (56). يوضح الشل (10،12)صورة مأخوذة بالمجهر الالكتروني لبلاستيدة خضراء من ورقة نبات الذرة، حيث تظهر فيها رايبوسومات البلاستيدة الخضراء. كما ان الشواهد على احتواء البلاستيدة الخضراء على الـ DNA قد اكتسبت تأكيداً اكبر. اذا استعرضت احدى التجارب التي أجراها غوفيو وبراخت Goffeau and Brachet (36).

شكل 10-12 : صورة بالمجهر الالكتروني لبلاستيدة خضراء من ورقة نبات الذرة. لاحظ العدد الضخم من النقط السوداء الصغيرة الموجودة في مصفوفة البلاستيدة الخضراء والتي تشير إلى مواضع الرايبوسومات (عن بوجراد bogorade 1967، في كتاب سان بيترو وجرير وآرنى. حصاد الشمس – البناء الضوئي في حياة النبات. نيويورك Academic press.

الشواهد الدالة على وجود الـ DNA في البلاستيدة الخضراء للطحلب الاخضر اسيتبولاريا Acetabularia التي انتزعت منها النواة، وبهذا استبعد تلوث البلاستيدة بالـ DNA النووى الذى يمكن ان يخرج من النواة اثناء الكشف.

في حين تمتلك البلاستيدة الخضراء مصدرها المتميز polymerization في الـ RNA والـ DNA بجانب قابليتها على استنساخ نفسها يحق للمرء ان ينظر اليها من اعتبار انها خلية داخل خلية. ان بلمرة الـ RNA البلاستيدى وتخليق انزيم الـ RNA - polymerase قد تم الكشف عنهما في البلاستيدات الخضراء (13،7). كما وان الكثير من الدراسات قد اوضحت تحول الاحماض الامينية الى البروتين (66،42،5). مما يوحي بوجود الـ RNA ــ الناقل messenger - RNA بجانب الـ RNA ــ الريبسومي ribosomal RAN. وبالفعل فعند تعريض النباتات للضوء بعد حجبها عنه يتضاعف المحتوى البروتيني للبلاستيدات الخضراء في الورقة وذلك خلال 48 ساعة (38). يترتب على وجود النشاء في البلاستيدة الخضراء استنتاج امتلاك البلاستيدة لكل الانزيمات الضرورية لاختزال ثاني اوكسيد الكربون الى الكربوهيدرات. وسوف نناقش في الفصل التالي مسألة تخليق البلاستيدة الخضراء لانزيمات مساعدة coenzyme مثل الـ ATP والـ NAD والـ NADP. واخيراً كشفت بعض الابحاث عن تخليق الدهنيات في البلاستيدات الخضراء المعزولة isolated chloroplasts (82،43،3).

بطبيعة الحال يكون الانسان محقاً اذا ما اعتبر البلاستيدة الخضراء عضية حية تتمتع باستقلال جزئي ان لم يكن كلي. هذا مع العلم انه لم يكشف بعد عن امكانية فصل البلاستيدات الخضراء وزرعها في وسط خلوٍ من الخلايا الحية. واذا ما تم ذلك في وقت ما فسوف نتمكن من القطع بأن البلاستيدة الخضراء تتمتع باستقلال وراثي كامل. لقد اجرى الباحثان ريدى وليتش Ridey and Leech (71) اولى الخطوات على هذا الطريق وكشفا على ان للبلاستيدات الخضراء مقدرة الانقسام خارج الجسم الحي in vitro. كما كشف الباحث ريبيز Rebeiz واخرون (70) عن امكانية تكون الجرانا خارج الجسم الحي.

الكروماتوفور البكتيرى: The bacterial chromatophore

لا تخلو بعض النصوص حتى الان من القول بان صبغات بكتريا البناء الضوئى قابلة للذوبان اكثر من كونها منتمية لتراكيب ذات انتظام. ولكن منذ ان قدم الباحث جاشمن Schachman واخرون (74) بحثهم الطليعى، جرى الاتفاق على وجه العموم على ان صبغات بكتريا البناء الضوئى توجد محدودة فى تراكيب تدعى بالكروماتوفورات. يوضح الجدول (2-10) مكونات الكروماتوفورات المعزولة من بكتريا الكبريت الارجوانية chromatium.

يعتبر الكروماتوفور تركيب محب للماء عالى الاستقرار بالنسبة للمذيبات غير المحولة للصفات الطبيعية. ويشير هذا الى وجود غلاف بروتينى يعلو سطح الكروماتوفور (8)، اما اذا ماعولج بمحاليل مغيرة للصفات الطبيعية ودافئة يمكن

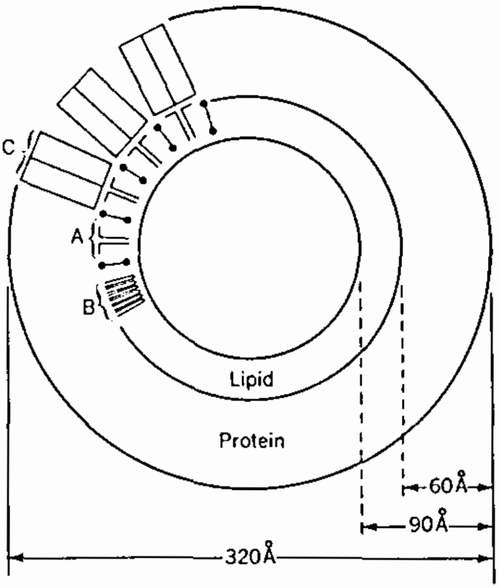
جدول 2-10: تركيب الكروماتوفورات المجمدة على الجاف lyophilized chromatophores لقد حول المركب المعطى على أساس الوزن الجاف إلى جرامات لكل مول من الكروماتوفورات، باستخدام الوزن الجزيئي لـ13 مليون. وبتعيين الوزن الجزيئى المتوسط لكل مادّة يمكن الحصول على تقدير عدد جزيئات كل مادّة في الواحد من الكروماتوفورات. تمثل نسبة المول «الوحدة الدنيا» للمركب. كما تمثل هذه الوحدة الوزن الجزيئى لحوالي 40.000*.

المادّة Substance	%	جرام/مول من الكروماتوفيورات g/"mole" Ch.	الوزن الجزيئى Molecular weight	عدد الجزيئات/ كروماتوفور Molecules/Ch.	نسبة المول Mole ratio
كاروتينيات	1.5	2.0×10^5	700	300	1
كلوروفيل بكتيري	4.2	5.5×10^5	900	600	2
دهنيات فوسفاتية	22.3	30×10^5	900**	3,000	10
بروتين	61.0	80×10^5	***120/A.A.	67 000A.A.	220A.A.
غيرها	11.0	10.5×10^5			

* عن بيرجيرون Bergeron 1959.

** سيفالين Cephalin مع أحماض دهنية للكربون 16.

*** قيمة تقريبية للحامض الأميني المتوسط.



شكل 10-13 : التمثيل الجزيئى لأحد الكروماتوفورات. جزيئات الصبغة (A) مصفوفة فى طبقة واحدة ومترابطة من الداخل بدهنيات فوسفاتية (B)، موجودة فى طبقة واحدة، وخارجياً بطبقة سمكها 60-A من البروتين (C). عن برجـــرون Bergeron، 1959). وردت المـــادّة في بحث الجهـــاز الكيميائى الضوئى، ترتيبه ووظيفته. مؤتمـــر بروكهافـــن للبايولوجيـــا. (118:11).

استخلاص الصبغات بسهولة. تغلف طبقة من الدهنيات السطح الداخلى لطبقة البروتين ويفصل الطبقتين (طبقة البروتين والدهنيات) طبقة احادية الجزيئات من جزيئات الصبغة. لاحظ هنا التشابه بين نماذج البلاستيدة الخضراء التى سبق وان ناقشناها وبين هذا التركيب. وكما هو الحال فى البلاستيدة الخضراء تترتب جزئيات الكلوروفيل بحيث تكون الرأس البورفيرينية Porphyrin head فى تماس مع طبقة البروتين، كما يبرز الذيل الفيتولى phytol tail الى داخل طبقة الدهنيات. يوضح الشكل (10-13) نموذجاً اقترحه برجردن Bergeron (8) لتركيب الكروماتوفور Chromatophore.

REFERENCES

1. Akoyunoglou, G. A., and H. W. Siegelman. 1968. Protochlorophyllide resynthesis in dark-grown bean seedlings. *Plant Physiol.* 43:66.
2. Allen, M. B. 1966. Distribution of the chlorophylls. In L. P. Vernon and G. R. Seely, eds., *The chlorophylls.* New York: Academic Press.
3. Appelquist, L. A., P. K. Stumpf, and D. von Wettstein. 1968. Lipid synthesis and ultrastructure of isolated barley chloroplasts. *Plant Physiol.* 43:163.

4. Bamberger, E. S., and R. B. Park. 1966. Effects of hydrolytic enzymes on the photosynthetic efficiency and morphology of chloroplasts. *Plant Physiol.* 41:1591.
5. Bamji, M. S., and A. T. Jagendorf. 1966. Amino acid incorporation by wheat chloroplasts. *Plant Physiol.* 41:764.
6. Bamji, M. S., and N. I. Krinsky. 1965. Carotenoid de-epoxidations in algae. II. Enzymatic conversion of antheraxanthin to zeaxanthin. *J. Biol. Chem.* 240:467.
7. Bartels, P. G., K. Matsuda, A. Siegel, and T. E. Weier. 1967. Chloroplast ribosome formation: Inhibition by 3-amino-1,2,4-triazole. *Plant Physiol.* 42:736.
8. Bergeron, J. 1959. The bacterial chromatophore. In *The photochemical apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:118.
9. Blackman, F. 1905. Optima and limiting factors. *Ann. Botany* 19:281.
10. Boardman, N. K. 1966. Photochlorophyll. In L. P. Vernon and G. R. Seely, eds., *The chlorophylls.* New York: Academic Press.
11. Bogorad, L. 1965. Studies of phycobiliproteins. In D. W. Krogmann and W. H. Powers, eds., *Biochemical dimensions of photosynthesis.* Detroit: Wayne State University Press.
12. Bogorad, L. 1966. The biosynthesis of chlorophylls. In L. P. Vernon and G. R. Seely, eds., *The chlorophylls.* New York: Academic Press.
13. Bogorad, L. 1967. Chloroplast structure and development. In A. San Pietro, F. A. Greer, and T. J. Army, eds., *Harvesting the sun—photosynthesis in plant life.* New York: Academic Press.
14. Bogorad, L., F. V. Mercer, and R. Mullens. 1963. In *Photosynthetic mechanisms of green plants. Natl. Acad. Sci. Natl. Res. Council Publ.* 1145:560.
15. Branton, D. 1968. Structure of the photosynthetic apparatus. In A. C. Giese, ed., *Photophysiology,* vol. 3. New York: Academic Press.
16. Branton, D., and R. Park. 1967. Subunits in chloroplast lamellae. *J. Ultrastruct. Res.* 19:283.
17. Briggs, W. R. 1964. Phototropism in higher plants. In A. C. Giese, ed., *Photobiology.* New York: Academic Press.
18. Calvin, M. 1955. Function of carotenoids in photosynthesis. *Nature* 176:1211.
19. Calvin, M. 1959. From microstructure to macrostructure and function in the photochemical apparatus. In *The photochemical apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:160.
20. Clayton, R. K. 1966. Physical processes involving chlorophylls in vivo. In L. P. Vernon and G. R. Seely, eds., *The chlorophylls.* New York: Academic Press.
21. Cohen-Bazire, G., and R. Stanier. 1958. Inhibition of carotenoid synthesis in photosynthetic bacteria. *Nature* 181:250.
22. Devlin, R. M., and A. V. Barker. 1971. *Photosynthesis.* New York: Van Nostrand Reinhold.
23. Duysens, L. 1956. Energy transformations in photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:25.
24. Einstein, A. 1905. Über einen die Erzeugung und Verwandlung des Lichtes betreffenden heuristischen Gesichtspunkt. *Ann. Physik* 17:132.
25. French, C., and V. Young. 1956. The absorption, action and fluorescence spectra of photosynthetic pigments in living cells and in solutions. In *Radiation biology.* New York: McGraw-Hill.
26. Frey-Wyssling, A. 1957. *Macromolecules in cell structure.* Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

27. Galston, A. 1950. Phototropism II. *Botan. Rev.* 16:361.
28. Gantt, E., and S. F. Conti. 1965. The ultrastructure of *Porphyridium cruentum. J. Cell Biology* 26:365.
29. Gannt, E., and S. F. Conti. 1966. Granules associated with the chloroplast lamellae of *Porphyridium cruentum. J. Cell Biology* 29:423.
30. Gantt, E., and S. F. Conti. 1967. Phycobiliprotein localization in algae. In *Energy conversion by the photosynthetic apparatus.* Upton, New York: Brookhaven Natl. Lab. 19:393.
31. Gassman, M., and L. Bogorad. 1967. Studies on the regeneration of protochlorophyllide after brief illumination of etiolated bean leaves. *Plant Physiol.* 42:781.
32. Gassman, M., and L. Bogorad. 1967. Control of chlorophyll production in rapidly greening bean leaves. *Plant Physiol.* 42:774.
33. Gibson, K. D., W. G. Laver, and A. Neuberger. 1958. Initial stages in the biosynthesis of prophyrins. 2. The formation of δ-aminolevulinic acid from glycine and succinyl-coenzyme A by particles from chicken erythrocytes. *Biochem. J.* 70:71.
34. Giraud, G. 1966. In J. B. Thomas and J. C. Goedheer, eds., *Currents in photosynthesis.* Rotterdam: Ad. Donker.
35. Glass, B. 1961. Summary. In W. McElroy and B. Glass, eds., *Light and life.* Baltimore, Md.: Johns Hopkins Press.
36. Goffeau, A., and J. Brachet. 1965. Deoxyribonucleic acid-dependent incorporation of amino acids into the protein of chloroplasts isolated from anucleate *Acetabularia* fragments. *Biochim. Biophys. Acta.* 95:302.
37. Goodwin, T. 1960. Chemistry, biogenesis and physiology of the carotenoids. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 5: Part 1, 394. Berlin: Springer.
38. Granick, S. 1954. Enzymatic conversion of δ-aminolevulinic acid to porphobilinogen. *Science* 120:1105.
39. Granick, S. 1961. Magnesium protoporphyrin monoester and protoporphyrin monomethyl ester in chlorophyll biosynthesis. *J. Biol. Chem.* 236:1168.
40. Granick, S. 1961. The pigments of the biosynthetic chain of chlorophyll and their interaction with light. *Proc. 6th Int. Biochem. Congr. Biochem. Moscow* 6:176. Pergamon Press Ltd.
41. Hadziyev, D., S. L. Mehta, and S. Zalik. 1968. Studies on the ribonucleic acid from wheat leaves and chloroplasts. *Plant Physiol.* 43:229.
42. Hall, T. C., and E. C. Cocking. 1966. Amino acid incorporation into protein by aseptic cell-free systems from tomato cotyledons and leaves. *Biochim. Biophys. Acta.* 123:163.
43. Hawke, J. C., and P. K. Stumpf. 1965. Fat metabolism in higher plants. XXVIII. The biosynthesis of saturated and unsaturated fatty acids by preparations from barley seedlings. *J. Biol. Chem.* 240:4746.
44. Haxo, F., and L. Blinks. 1950. Photosynthetic action spectra of marine algae. *J. Gen. Physiol.* 33:389.
45. Hill, R. 1937. Oxygen evolved by isolated chloroplasts. *Nature* 139:881.
46. Jacobson, A. B., H. Swift, and L. Bogorad. 1963. Cytochemical studies concerning the occurrence and distribution of RNA in plastids of *Zea mays. J. Cell Biol.* 17:557.
47. Kikuchi, G., A. Kumar, P. Talmadge, and D. Shemin. 1958. The enzymatic synthesis of δ-aminolevulinic acid. *J. Biol. Chem.* 233:1214.

48. Klein, S., and L. Bogorad. 1964. Fine structural changes in proplastids during photodestruction of pigments. *J. Cell. Biol.* 22:443.
49. Koski, V. M., and J. H. C. Smith. 1951. Chlorphyll formation in a mutant white seedling-3. *Arch. Biochem. Biophys.* 34:189.
50. Krentz, W. 1964. Strukturunterschunger an Plastiden. VI. Uber die Stuktur der Lipoprotein lamellen in Chloroplasten lebenden Zelle. *Z. Naturforsch.* 19B:441.
51. Krinsky, N. I. 1966. The role of carotenoid pigments as protective agents against photosensitized oxidation in chloroplasts. In T. W. Goodwin, ed., *Biochemistry of Chloroplasts,* vol. 1. New York: Academic Press.
52. Krinsky, N. I. 1968. The protective function of carotenoid pigments. In A. C. Giese, ed., *Photophysiology,* vol. 3. New York: Academic Press.
53. Lemberg, R. 1928. Die Chromoproteide der Rotalgen. I. Justus Liebigs. *Ann. Chem.* 461:46.
54. Loomis, W. 1960. Historical introduction. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 5: Part 1, 85. Berlin: Springer.
55. Lundegårh, H. 1966. Action spectra and the role of carotenoids in photosynthesis. *Physiol. Plant.* 19:754.
56. Lyttleton, J. W. 1962. Isolation of ribosomes from spinach chloroplasts. *Exptl. Cell Res.* 26:312.
57. Mackinney, G. 1935. Leaf carotenes. *J. Biol. Chem.* 111:75.
58. Margulies, M. M. 1964. Effect of chloramphenicol on light-dependent synthesis of proteins and enzymes of leaves and chloroplasts of *Phaseolus vulgaris. Plant Physiol.* 39:579.
59. Mathis, P., and K. Sauer. 1973. Chlorophyll formation in greening bean leaves during the early stages. *Plant Physiol.* 51:115.
60. Menke, W. 1962. Structure and chemistry of plastids. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:27.
61. Menke, W. 1967. The molecular structure of photosynthetic lamellar systems. In *Energy conversion by the photosynthetic apparatus. Brookhaven Symp. Biol.* 19:328.
62. Mudrack, K. 1956. Über Grössen und Strukturänderiungen der Chloroplasten in Rohrzucker und Elektrolytlosungen. *Protoplasma* (Wien) 47:461.
63. Nadler, K. D., H. A. Herron, and S. Granick. 1972. Development of chlorophyll and Hill activity. *Plant Physiol.* 49:388.
64. Naqvi, S. M., and S. A. Gordon. 1967. Auxin transport in *Zea mays* coleoptiles. II. Influence of light on transport of indoleacetic acid-2-C^{14}. *Plant Physiol.* 42:138.
65. O'hEocha, C. 1962. Phycobilins. In R. Lewin, ed., *Physiology and biochemistry of algae.* New York: Academic Press.
66. Parenti, F., and M. M. Margulies. 1967. In vitro protein synthesis by plastids of *Phaseolus vulgaris.* I. Localization of activity in the chloroplasts of a chloroplast containing fraction from developing leaves. *Plant Physiol.* 42:1179.
67. Park, R. B. 1965. The chloroplast. In J. Bonner and J. E. Varner, eds., *Plant biochemistry.* New York: Academic Press.
68. Park, R. B., and J. Biggins. 1964. Quantasome: size and composition. *Science* 144:1009.
69. Pickard, B. G., and K. V. Thimann. 1964. Transport and distribution of auxin during tropistic responses. II. The lateral migration of auxin in phototropism of of coleoptiles. *Plant Physiol.* 39:341.
70. Rebeiz, C. A., S. Larson, T. E. Weier, and P. A. Castelfranco. 1973. Chloro-

plast maintenance and partial differentiation *in vitro. Plant Physiol.* 51:651.

71. Ridley, S. M., and R. M. Leech. 1970. Division of chloroplasts in an artificial environment. *Nature* 227:463.
72. Sager, R. 1959. The architecture of the chloroplast in relation to its photosynthetic activities. In *The photochemical apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:101.
73. Saussure, Theód. de. 1804. *Recherches chimlques sur la végétation.* Paris: V. Nyon.
74. Schachman, H., A. Pardee, and R. Stanier. 1952. Studies on the macromolecular organization of microbial cells. *Arch. Biochem.* 38:245.
75. Schiff, J. A., and H. T. Epstein. 1965. The continuity of the chloroplast in euglena. In M. Locke, ed., *Reproduction: molecular, subcellular, and cellular.* New York: Academic Press.
76. Seely, G. R. 1966. Photochemistry of chlorophylls in vitro. In L. P. Vernon and G. R. Seely, eds., *The Chlorophylls.* New York: Academic Press.
77. Shen-Miller, J., and S. A. Gordon. 1966. Hormonal relations in the phototropic response. III. The movement of C^{14}-labelled and endogenous indoleacetic acid in phototropically stimulated *Zea* coleoptiles. *Plant Physiol.* 41:59.
78. Shlyk, A. A., V. L. Kaler, L. I. Vlasenok, and V. I. Gaponenko. 1963. The final stages of biosynthesis of chlorophylls a and b in the green leaf. *Photochem. Photobiol.* 2:129.
79. Sistrom, W. R., M. Griffiths, and R. Y. Stanier. 1956. The biology of a photosynthetic bacterium which lacks carotenoids. *J. Cellular Comp. Physiol.* 48:473.
80. Stanier, R. 1959. Formation and function of the photosynthetic pigment system in purple bacteria. In *The photochemlcal apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:43.
81. Strain, H. H., and W. A. Svec. 1966. Extraction, separation, estimation, and isolation of the chlorophylls. In L. P. Vernon and G. R. Seely, eds., *The chlorophylls.* New York: Academic Press.
82. Stumpf, P. K., and A. T. James, 1963. The biosynthesis of long-chain fatty acids by lettuce chloroplast preparations. *Biochim. Biophys.* Acta 70:20.
83. Sudyina, E. G. 1963. Chlorophyllase reaction in the last stage of biosynthesis of chlorophyll. *Photochem. Photobiol.* 2:181.
84. Sundqvist, C. 1973. The relationship between chlorophyllide accumulation, the amount of protochlorophyllide-636 and protochlorophyllide-650 in dark grown wheat leaves treated with 8-aminolevulinic acid. *Physiol. Plant.* 28:464.
85. Thimann, K., and G. Curry. 1961. Phototropism. In W. McElroy and B. Glass, eds., *Light and life.* Baltimore, Md.: Johns Hopkins Press.
86. Thornton, R. M., and K. V. Thimann. 1967. Transient effects of light on auxin transport in the *Avena* coleoptile. *Plant Physiol.* 42:247.
87. Weier, T. E., and A. A. Benson. 1966. The molecular nature of chloroplast membranes. In T. W. Goodwin, ed., *Biochemistry of chloroplasts.* New York: Academic Press.
88. Weir, T., and C. Stocking. 1952. The chloroplast: structure, inheritance and enzymology. *Botan. Rev.* 18:14.
89. von Wettstein, D. 1959. The formation of plastids structures. In *The photochemical apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:138.
90. von Wettstein, D. 1967. Chloroplast structure and genetics. In A. San Pietro, F. A. Greer, and T. J. Army, eds., *Harvesting the sun—photosynthesis in plant life.* New York: Academic Press.
91. Wolken, J. 1961. *Euglena: an experimental organism for biochemical and bio-*

physical studies. New Brunswick, N.J.: Rutgers University Press.
92. Wolken, J., and F. Schwertz. 1953. Chlorophyll monolayers in chloroplasts. *J. Gen. Physiol.* 37:111.
93. Zeldin, M. H., and J. A. Schiff. 1967. RNA metabolism during light-induced chloroplast development in euglena. *Plant Physiol.* 42:922.
94. Zscheile, F., and C. Comar. 1951. Influence of preparative procedure on the purity of chlorophyll components as shown by absorption spectra. *Botan. Gaz.* 102:463.
95. Zscheile, F., J. White, B. Beadle and J. Roach. 1942. The preparation and absorption spectra of five pure carotenoid pigments. *Plant Physiol.* 17:331.

الفصل الحادى عشر

تفاعلات النور والظلام فى عمليات البناء الضوئى

The light and dark reactions of photosynthesis

مـقـدمـة Introduction

تمتص منظومة الصبغات فى البلاستيدات الخضراء الطاقة الضوئية ومن ثم تحولها فى عمليات بينية تنتهى بنواتج التمثيل الضوئى. ولكن كيف يجرى امتصاص الطاقة الضوئية هذه؟ وكيف تنتقل؟ وأى المواد البينية تدخل فى هذه العملية؟ كان هذا مجرّد بعض التساؤلات المطروحة حول موضوع تفاعلات الضوء فى عملية البناء الضوئى.

الـطـاقة الاشـعـاعـيـة Radiant Energy

عندما يمتص جزىء الكلوروفيل كمية من الطاقة الضوئية مقدارها كوانتم quantum (فوتون photon) فإن الجزىء يصبح فى حالة التهيج excited state، وهذا معناه أن ينتقل من مستوى طاقته فى حالة الاستقرار إلى مستوى التهيج (مستوى طاقى أعلى higher energy level). هذا مع العلم بأن جزىء الكلوروفيل لا يتهيج بكل أنواع الفوتونات. وللوصول بجزىء الكلوروفيل إلى حالة التهيج يجب أولاً أن يتم امتصاص الضوء، وثانياً أن يحتوى الفوتون الممتص على قدر كاف من الطاقة. ويمكن تقدير كمية الطاقة التى يحويها أى من الفوتونات الممتصة بمعرفة طول موجة اشعاعه، علماً بأن مقدار الطاقة يكون أكبر كلما قصرت طول الموجة الضوئية. توضح معادلة بلانك Plank طريقة تحديد طاقة الفوتون.

$$q\ (\text{الكوانتم}) = h\nu = \frac{hc}{\lambda}$$

حيث : h = ثابت معادلة بلانك ويساوى (6.624×10^{-27} ارغ ثانية)؛

ν = تردد الضوء frequency of light (عدد الذبذبات فى الثانية)؛

c = سرعة الضوء velocity of light (وتساوى 2.998×10^{10} سم/الثانية)؛

λ = طول الموجة wavelength الضوئية مقدرة بالسنتيمترات.

انطلاقاً من قانون انشتاين Einstein's law للتكافىء الضوئى الكيميائى photochemical equivalence فأن جزىء واحد أو ذرّة واحدة يمكن أن يتهيج أو ينشط activated من قبل كوانتم واحد، وهذا يعنى أن كوانتماً واحداً من أشعة الضوء سوف ينشّط جزيئاً واحداً من الكلوروفيل بغضّ النظر عن مستوى الأول الطاقى. وفى العادة فإن كمية الطاقة الممتصة من قبل مول mole واحدة من المادّة (ويساوى غرام وزن جزيئى من المادّة) هى التى تؤخذ في الاعتبار وليس كمية الطاقة التى يمتصها الجزىء الواحد. وبناء على ذلك يتطلب الأمر عدد N من الكوانتومات لتهيج مول واحد من المادّة (أى عدد N من جزيئاتها) علماً بأن N هو عدد أفوجادرو Avogadro number، الذى يساوى 6.02×10^{23}. ومن هنا نستطيع القول أن الـN من الكوانتومات تعادل أو تساوى واحد مول من الكوانتومات (وهو مايسمى بوحدة واحدة وتسمى وحدة انشتاين 1Einstein. ان المول الواحد من الكوانتومات يعرف باسم المكافىء الكيميائى الضوئى، كما وأن الطاقة التى يحويها هذا المكافىء (ويرمز لها بالرمز E)، يمكن حسابها من المعادلة التالية:

$$E = Nh\nu$$

وإذا ما عوّضنا بالمقدارc/λ بدلاً من ν سنحصل على:

$$E = \frac{Nhc}{\lambda}$$

$$E = \frac{(6,02 \times 10^{23})(6.624 \times 10^{-27})(2.998 \times 10^{10})}{\lambda}$$

$$E = \frac{1.197 \times 10^{8}}{\lambda} \text{ erg/mole}$$

وإذا ماحولنا وحدات الأرغ erg (الشكل) الميكانيكية إلى وحدات حرارية (سعرات) calories] الأرغ الواحد = 0.239×10^{-7} سعرة لوجدنا:

$E = \frac{2.86}{\lambda}$ cal/mole (سعرة للمول)

وإلى هنا تعاملنا بالسنتيمترات لطول الموجات، أمّا إذا عوضنا عن طول الموجة بوحدة الأنجستروم Angistrom (واحد انجستروم) = 10^{-8} من السنتيمتر) سنجد أن:

$$E = \frac{2.86 \times 10^{8}}{\lambda} \text{ cal/mole}$$ (سعرة للمول)

ومن المعادلة السابقة يمكن التحصل على المكافىء الكيميائى الضوئى مقدراً بالسعرات لكل واحد مول وذلك بالنسبة لأى طول موجة. وعلى سبيل المثال:

الموجة التى طولها 4000 انجستروم فأنها تكافىء 71500 سعرة للمول
الموجة التى طولها 5000 انجستروم فأنها تكافىء 57200 سعرة للمول
الموجة التى طولها 6000 انجستروم فأنها تكافىء 47667 سعرة للمول

وبهذه الطريقة يمكن تحديد كمية الطاقة الممتصة لكل طول موجة.

الجذور الطليقة Free Radicals

ذكر تعبير الجذور الطليقة فى العديد من المواضع فى أبحاث البناء الضوئى. ويعنى مصطلح الجذور الطليقة أنها تلك الذرات أو الجزيئات الحاوية لالكترون غير متزاوج (منفرد) unpaired electron وتنتج حين انكسار الأواصر بصورة تماثلية أثناء التفاعلات المتشابهة homolytic reactions. حيث تنقسم أزواج الألكترونات فى هذه التفاعلات، إذ يذهب واحد منها فى كل نواة. فإذا ماحوى جذر طليق الكتروناً واحداً طليقاً (أى منفرداً) يسمى فى هذه الحالة بالجذر الأحادى monoradical.أمّا إذا احتوى اثنين من الإلكترونات غير المتزاوجة فيسمى بالجذر الثنائى biradical. ويمكن أن يكون الأثلين غير المشع iradiation ethylene خير مثال للجذر الثنائى. وفى الحقيقة فإن الجذر الثنائى الطليق ينتج فى أغلب الأحيان إذا ماتغيرت الآصرة المزدوجة بين ذرتين من الكربون إلى آصرة احادية:

$$H_2C = CH_2 \xrightarrow{\text{light}} H_2C—CH_2$$

تتزاوج الالكترونات بسبب أن اثنين منها فقط يمكن أن يكتسبا نفس المستوى الطاقى، كما ويجب أن يكون لكل منهما كمية حركة دورانية أو زاويّة spins or angular momentum وذلك حول محوريهما وفى اتجاهين متعاكسين. ويسمى هذا بمبدأ باولى Pauli's principle، ولقد لوحظ أن للالكترون عزماً مغناطيسياً، لذا يمكن تشبيهه بجسم مشحون يدور حول نفسه ولذا يكون له مجال مغناطيسى. تدور كل الالكترونات حول نفسها بهذه الكيفية، لذا تقدّر حركة كل منها برقم الكوانتم quantum number ويرمز له بالرمز (S) ويقدر بالكسر $\frac{1}{2}$ وإذا ما حدّدنا هذا الرقم تحديداً منهجياً (ذات اتجاه) بناء على المجال المغناطيسى لكل الكترون لوجدنا أن لهذا الالكترون S = + $\frac{1}{2}$ والآخر S = − $\frac{1}{2}$. وبناء على مبدأ باولى فأن للالكترونين الموجودين فى مدار واحد حركتين زاويتين متضادتين. وبهذا يعادل كل منهما الآخر بالنسبة لعزميهما المغناطيسيين. وتكون محصلة عزم الدوران هذا مساوية للصفر (+ $\frac{1}{2}$ − $\frac{1}{2}$ = 0). وكمثال نجد أن غاز الهليوم Helium الذى تحتوى ذرته على الكترونين يدوران فى اتجاهين متعاكسين وبذا تكون محصلة مجالهما المغناطيسى مساوياً للصفر. وتسمى هذه الحالة بالحالة الاحادية singlet state ذلك لأن محصلة دوران الالكترونات حول نفسها لها قيمة واحدة لاتتغير وتساوى الصفر.

أمّا فى حالة الجذور الطليقة يكون دوران الالكترون المنفرد غير قابل للتعادل عن طريق الكترون شريك يدور بعكس الاتجاه، ولذا تكون محصلة الدوران إمّا − $\frac{1}{2}$ أو − $\frac{1}{2}$. أمّا فى حالة الجذر الثنائى فتكون محصلة الدوران +1 أو −1. ولكون الجذور الطليقة تتمتع بمحصلة دوران لالكتروناتها مغايرة للصفر، فأن هذه الجذور تكون بمثابة موادّ قابلة للتمغنط paramagnitic؛ وهذا يعنى أن هذه المادّة ستتخذ وضعاً موازياً للقوة المغناطيسية إذا ماعرضت لمغناطيس.

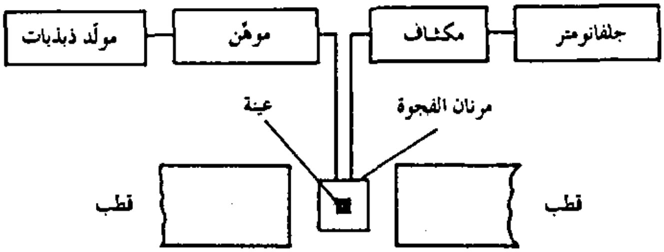
أن هذه الخواص التى تتمتع بها الجذور الحرة تكسب الأخيرة مزايا كبيرة فى تقصى العمليات الضوئية الحيوية photobiological processes. ففى عام 1945 اكتشف زافويسكى Zavoisky ظاهرة الامتصاص الرنينى لدوران الالكترون electron spin resonance (ESR) absorption تلك الظاهرة التى اعتبرت اشارة

البدء فى تطوير الأجهزة الطيفية لقياس شدّة الضوء spectrophotometers، تلك التى أصبحت قادرة على الكشف عن وجود الالكترونات غير المتزاوجة. يصور الشكل (11-1) مبدأ عمل القياسات باستخدام الامتصاص المغناطيسى الرنينى.

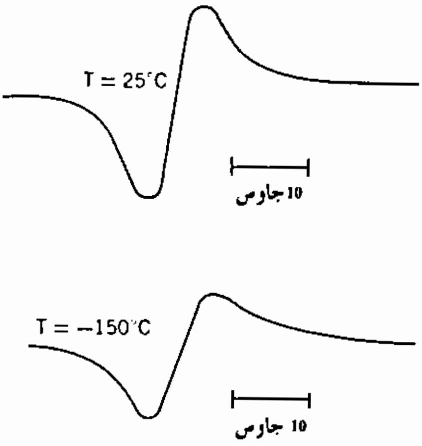
ان ظاهرة الدوران الرنينى للالكترون تعود إلى العزم المغناطيسى الناتج عن دوران الالكترون. فعند مايتخذ الكترون منفرد (غير متزاوج) موضعاً بين قطبين ممغنطين سوف يوجه نفسه باتجاه المجال المغناطيسى الخارجي أو ضدّه وذلك بفعل المجال المغناطيسى الذى يولده هو. هناك فارق كبير بين مستويى الطاقة لكل منهما. ويعتمد الفصل بين مستويى الطاقة هذه اعتماداً كلياً على المجال المغناطيسى الخارجي. وبناء على ذلك يمكن خلق فرق فى مستوى الطاقة مناسب، وذلك بمجرد ضبط شدّة المجال المغناطيسى الخارجى. يمكن حساب الطاقة اللازمة لذلك من المعادلة التالية:

$$\triangle E = hv = gBH$$

حيث $\triangle E$ هى فرق مستويى الطاقة، h هى ثابت بلانك، v هو التردد، B مقدار ثابت يسمى ماجنيتون بهر Bohr magneton (0.927×10^{-20} ارغ/غاوس erg/gauss) و H هو شدّة المجال المغناطيسى مقاسة بغاوس. ان التفاعل بين العزم المغناطيسى للالكترون والمجال المغناطيسى الخارجى (ويرمز له بالرمز g) يقدر بالقيمة 2.0023. كما وان التفاعل بين دوران الالكترون وكمية الحركة الزاوية للالكترون فى مداره ربما يؤدّى إلى أن تغاير g قيمتها العددية ولو قليلاً.



شكل 11-1: تمثيل تخطيطي لمبدأ قياس الامتصاص بالاستجابة المغناطيسية (عن سل وود Selwood، 1956، كتاب الكيمياء المغناطيسية، نيويورك. دار نشر Interscience).



شكل 2-11 : رنين الدوران الالكترونى electron spen resonance للبلاستيدات الخضراء الكاملة لنبات السبانخ، عند درجة 25م° وعند درجة 150م° تحت الصفر (عن كالفين 1959، الواردة فى بحث الجهاز الكيميائى الضوئى – ترتيبه ووظيفته، مؤتمر بروكهافن للبيولوجيا، 160:11).

ان القياسات القائمة على رنين دوران الالكترون قد اجريت على العديد من الموادّ الحيوية مثل البلاستيدات الخضراء المضاءة والبروتينات الدموية (التى تحتوى على الحديد) heme protein والخلايا البكتيرية ومنظومات الاختزال والأكسدة. الموضح فى شكل (2-11) هو مثال لقياسات رنين دوران الالكترون اجريت على البلاستيدات الخضراء المضاءة لنبات السبانخ. وننوه هنا أنه لم يظهر لتغير درجة الحرارة تأثير ملحوظ على الاشارات الضوئية المولّدة مما يوحى بنقص مشاركة الانزيمات.

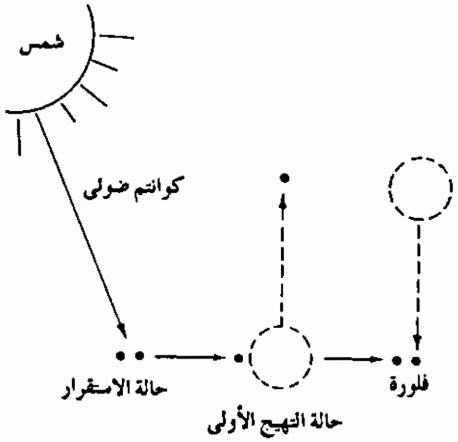
انتقال الطاقة Transfer of energy

لاتتمكن كل جزيئات الصبغة من امتصاص طاقة الضوء أو أن تنشط فى وقت واحد. فطاقة الضوء الممتصة بواسطة جزىء الصبغة يعتقد أنها تنتقل عبر جزيئات عديدة أخرى من الصبغات إلى أن تصل إلى موضع فعلها. وانتقال الطاقة الضوئية هذا ربما يحدث من جزىء واحد لكلوروفيل a إلى جزىء آخر من نفس الكلوروفيل، أو من جزىء من كلوروفيل b إلى جزىء آخر لكلوروفيل a، أو من أحد جزيئات الكاروتينيات carotenoids إلى جزىء من كلوروفيل a أو أخيراً من أحد جزيئات الفايكوبلينات phycobilins إلى جزىء من كلوروفيل a (24).

ويلزمنا لفهم الكيفية التى تنتقل بها الطاقة من جزىء لآخر، ان نتزود ببعض

المعلومات عن الجزيئات في حالات التهيج، بما في ذلك حالة الاستقرار ground state والتهيج الأولى singlet state والحالة الثلاثية triple state . ففى حالة الاستقرار يكون دوران الالكترونات المتزاوجة متعاكساً (مبدأ باولى Pauli's principle) وبالتالى تكون محصلة الدوران مساوية للصفر. وإذا امتص أحد الالكترونات المتزاوجة كوانتم من الضوء لاتنقل ولبرهة وجيزة إلى مستوى طاقى أعلى (يسمى بمستوى التهيج الأول excited singlet state)، وسوف يعود إلى مستوى الاستقرار فى غضون 1×10^{-9} من الثانية. علينا أن نعلم أنه إذا امتصت منظومة ما كمية من الطاقة الضوئية فأن هذه الكمية لن تفنى أو تبدد ولكنها تنتقل إلى صورة أخرى مثل الطاقة الاشعاعية أو أى شكل آخر من أشكال الطاقة. وبناء على ذلك فعندما يعود الالكترون إلى حالة الاستقرار من حالة التهيج الأولى فأنه يشع الكمية التى اكتسبها من الطاقة، وتسمى هذه الظاهرة بالفلورة fluorescence، علماً بأن هذه العملية لاتعتمد على درجة حرارة شكل (3-11).

عندما ينتقل الالكترون إلى مستوى طاقى أعلى (حالة التهيج الأولى excited singlet state) بواسطة امتصاصه لكوانتم من الضوء، يحتمل أن يصاحب ذلك عكس اتجاه دورانه وحيث يستحيل على الكترونين التواجد فى مستوى طاقى واحد بحيث يدوران فى نفس اتجاه الدوران، ولذلك فيستحيل أيضاً على



شكل 3-11 : مخطط يوضح امتصاص الالكترون لكوانتم، من الضوء، مما يصعد بالالكترون إلى مستوى طاقى أعلى. عندما يعود الالكترون إلى حالة الاستقرار ground state، يفقد الزائد من طاقته بالاشعاع (الفلورة flouriscence).

الالكترون الذى صار يدور فى عكس الاتجاه أن يرجع إلى زميله. ويقال أن هذا الالكترون قد «حبس» trapped فى مستوى طاقى أعلى ويسمى المستوى الثلاثى أو الحالة الثلاثية triplet state. ويعتبر هذا المستوى أدنى قليلاً من مستوى التهيج الأولى وذلك لفقد بعض الطاقة. ومع ذلك فربما يتعرض نفس الالكترون فيما بعد لتغيير اتجاه دورانه ومن ثم يستطيع مغادرة الحالة الثلاثية والتحول إلى حالة الاستقرار، مفرجاً فى ذلك عن الكمية الزائدة من الطاقة فى صورتها الاشعاعية. وتسمى هذه العملية بالوميض الفسفورى phosphorescence، علماً بأن هذه العملية لاتعتمد على درجة الحرارة أيضاً.

علينا أن ننبه أن المراحل الانتقالية بين مستوى التهيج الأولى وحالة الاستقرار، وبين الحالة الثلاثية وحالة الاستقرار، أى تلك الحالات التى تطلق فيها الطاقة الزائدة بصورة اشعاعية ليست بذات الأهمية فى المنظومات البيولوجية. إلّا أن المهم فعلاً هو تحول الطاقة الزائدة هذه إلى صورة أخرى، هى الطاقة الكيميائية.

ان انتقال الالكترونات أثناء سلسلة متعاقبة أكسدة واختزال للمركبات العضوية، تتم فى خطوتين أحاديتى التكافؤ تجريان بالتعاقب (45). فمثلاً تتطلب تفاعلات الأكسدة والاختزال، الذى يدخل فيها الـ NAD^+ أو الـ $NADP^+$، وجود جذر طليق يمكن تقصى وجوده عن طريق قياسات الدوران الرنينى للألكترونات. لقد كشف العالم كومنر *Commoner* وآخرون (20، 21، 22) بالبرهان التجريبى لوجود الجذور الطليقة أثناء انتقال الالتكرونات فى التفاعلات البيولوجية. وكان من بين المنظومات التى درسها هذا العالم انزيم الـAlcohol dehydrogenase.

$$\text{alcohol} + NAD^+ \xrightarrow[\text{Dehydrogenase}]{\text{Alcohol}} \text{acetaldehyde} + NADH - H^+$$

كما اكتشف العلماء أن الجذور الطليقة يمكن تقصيها فى خليط التفاعل والمكون من الكحول والـ NAD^+ وانزيم الـalcohol dehydrogenase. وقد كشفوا أيضاً عن الجذور الطليقة فى التفاعل العكسى الذى تضمن خليط التفاعل المكون من الـacetaldehyde والـNADH وانزيم الـalcohol dehydrogenase كما

أنه لم يكن لأى من مركبات منظومة dehydrogenase أية خواص مغناطيسية عندما قيست وحدها. وحيث أن تفاعلات الأكسدة والاختزال المتضمنة لمركبات عضوية تحدث فى آلية البناء الضوئى، يتحتم اكتشاف الجذور الطليقة ضمن هذه التفاعلات وهما ماكشف عنه بالفعل أنظر الشكل (2-11). كما وأن وجود هذه الجذور الطليقة يوحى بحدوث انتقال الالكترونات.

هناك احتمال آخر نستوحيه من انتقال الطاقة فى عمليات البناء الضوئى، مفادة عمل البلاستيدات الخضراء وفق مبادىء عمل أشباه الموصلات Semi-conductors (14، 45). تتكون أشباه الموصلات من مواد تملك خواص كهربائية تضعها فى فئة بينية أى بين الموصلات التى تعبر من خلالها الالكترونات بسرعة فائقة، وبين المواد العازلة insulators التى تسمح بعبور للالكترونات ضئيل للغاية، ان كان هناك عبور أصلاً. وفى الحقيقة فأن فكرة احتمال امتلاك الجزيئات الكبيرة لخواص مشابهة لخواص أشباه الموصلات الموضحة فى فيزياء البلورات، تعود إلى العالم زنت جيورجى Szent-Gyorgyi (64). فلقد اقترح أن البروتينات ربما تستطيع توصيل الالكترونات من خلال بنيتها الالكترونية. كما قاد هذا البحث الرائد حول البروتينات إلى وصف جزئىء البلاستيدات الخضراء بأنه وحدة مشابهة لوحدة أشباه الموصلات. ووجه الشبه أيضاً يتلخص فى أن الالكترونات الطليقة فى مادّة أو منظومة أشباه الموصلات تكون من الالكترونات غير المتزاوجة ويمكن الكشف عنها بواسطة قياسات الدوران الرنينى للاكترونات (19). لقد أقر العالم كالفن Calvin (15) ان النبضات الرنينية لدوران الالكترون والمتولدة بفعل الضوء التى يمكن ملاحظتها فى البلاستيدات الخضراء المحفوظة فى درجات حرارة منخفضة بدرجة تكفى للتحكم في النشاط الأنزيمي، سببها عمل البلاستيدات الخضراء كوحدات من أشباه الموصلات حتماً.

ان انتقال طاقة الالكترونات الطليقة بين جزيئات الكلوروفيل يمكن أن يحدث بالرنين أيضاً. تقترح هذه الفرضية أنه يمكن للطاقة أن تنتقل من جزىء لآخر أو تنتقل بين مجاميع الذرات للجزىء الواحد. ويلزم توفر بعض الشروط

قبل أن يقع الانتقال الرنينى هذا. فعلى سبيل المثال يجب أن يكون حامل الطاقة فى حالة فلورة وفي مدى ترددى يمكن لمستلم الطاقة acceptor energy من امتصاصها. وبقول آخر يجب أن يحدث تراكب بين طيف الفلورة لحامل الطاقة وطيف الامتصاص لمستلم الطاقة. وعلاوة على ذلك يجب أن تكون الجزيئات متقاربة لحدّ كبير (1000 أنجستروم angistrom فأقل) وهذا لكى يحدث انتقال الطاقة بفعل الرنين. وإذا ما أمعنا النظر فى النماذج الجزيئية لجزىء البلاستيدات الخضراء الموضح فى شكل (10-9) لسهل علينا استنتاج أن جزيئات الصبغة متقاربة بشكل كاف لتشجيع حدوث هذه الظاهرة.

مصدر الأوكسجين فى عمليات البناء الضوئي Origin of oxygen in photosynthesis

تحوى دراسات الكيمياء الحيوية المقارنة التى قام بها فان نيل C.B.Van Neil في الثلاثينات (66) بعض الخطوات الأولى التى قادتنا إلى المفهوم الحديث عن البناء الضوئى. فلقد أثبت فان نيل أن اختزال ثانى أوكسيد الكربون بواسطة بكتريا البناء الضوئى يتطلب تزامن مع أكسدة الأساس Substrate (مانح الهيدروجين hydrogen donor) عن طريق وسط النمو. كما لاحظ أيضاً عدم إقتران عملية اختزال ثانى أكسيد الكربون بعملية تولد الأكسجين وذلك أثناء البناء الضوئى الحادث فى البكتريا. ولاحظ أيضاً توقف حدوث الاختزال عند نفاذ معين المختزل أى مانح الهيدروجين. هناك العديد من المركبات التى يمكن استغلالها كمواد أساس لمانح الهيدروجين hydrogen donor substrate، وذلك ضمن الأشكال المختلفة العديدة من بكتريا البناء الضوئى والموجودة في الطبيعة. فبعضها عضوى مثل الكحوليات البسيطة. الأحماض العضوية، بينما يكون البعض الآخر لاعضوى مثل كبريتيد الهيدروجين Hydrogen sulfide والتيوسلفات Thiosulfate والهيدروجين الجزيئى molecular hydrogen.

ان اختزال البكتريا الكبريتية الخضراء green sulfur bacteria لثانى أوكسيد الكربون يتطلب وجود كبريتيد الهيدروجين H_2S كمصدر للهيدروجين ويعتبر

الكبريت الجزيئى أحد نواتج هذا التفاعل. وبالمقارنة يتطلب البناء الضوئى للطحالب والنباتات العليا وجود الماء H_2O بوصفه مصدراً للهيدروجين. كما وأن الأوكسجين الجزيئى هو أحد نواتج هذا التفاعل. تصور المعادلتان التاليتان النوعين السابقين للبناء الضوئى:

$$2H_2S + CO_2 \xrightarrow[\text{light ضوء}]{\text{البكتريا الكبريتية الخضراء green sulfur bacteria}} 2S + (CH_2O) + H_2O$$

$$2H_2O + CO_2 \xrightarrow[\text{light ضوء}]{\text{الطحالب والنباتات الراقية algae and higher plants}} O_2 + (CH_2O) + H_2O$$

ان التماثل الواضح بين التمثيل الضوئى فى كل من البكتريا والنباتات العليا قد دفع فان نيل لاقتراح معادلة عامة للتمثيل الضوئى:

$$2H_2A + CO_2 \xrightarrow{\text{light ضوء}} 2A + (CH_2O) + H_2O$$

هناك نقطتان هامتان للغاية يجب الاشارة إليهما فى معادلة فان نيل العامة للبناء الضوئى (67): آ. ان الاوكسجين O_2 المتولد أثناء تفاعلات البناء الضوئى الحادث فى النباتات العليا يأتى من الماء H_2O وليس من ثانى أوكسيد الكربون CO_2 ب. ان الاختزال الفعلى لثانى أوكسيد الكربون لايعتمد على وجود الضوء. وتنحصر مهمة الفعل الكيميائى الضوئى فى هذه الحالة فى مجرد توليد الطاقة اللازمة لتحويل الهيدروجين المطلوب من أجل إتمام خطوات اختزال ثانى أوكسيد الكربون.

لقد دعمت الأبحاث التى تمت بواسطة النظائر المشعة والتى استخدم فيها النظير المشع الثقيل للأوكسجين (^{18}O)، دعمت بشدّة الاعتقاد بأن الماء هو المصدر الوحيد للأوكسجين المتولد فى أثناء البناء الضوئى للطحالب والنباتات العليا. فإذا ماجرى البناء الضوئى بمحضر $H_2{}^{18}O$ وثانى أوكسيد الكربون الطبيعى لتولد الأوكسجين الجزيئى الحاوى للنظير المشع الثقيل (المعلّم).

$$2H_2{}^{18}O + CO_2 \xrightarrow{\text{light ضوء}} {}^{18}O_2 + (CH_2O) + H_2O$$

ومن جهة أخرى إذا ماحدث البناء الضوئى بوجود الماء العادى وثانى أوكسيد الكربون (المعلّم) فسوف نتحصل على أوكسجين عادى (أى من الماء).

$$2H_2O + C^{18}O_2 \xrightarrow{\text{light ضوء}} O_2 + (CH_2{}^{18}O) + H_2{}^{18}O$$

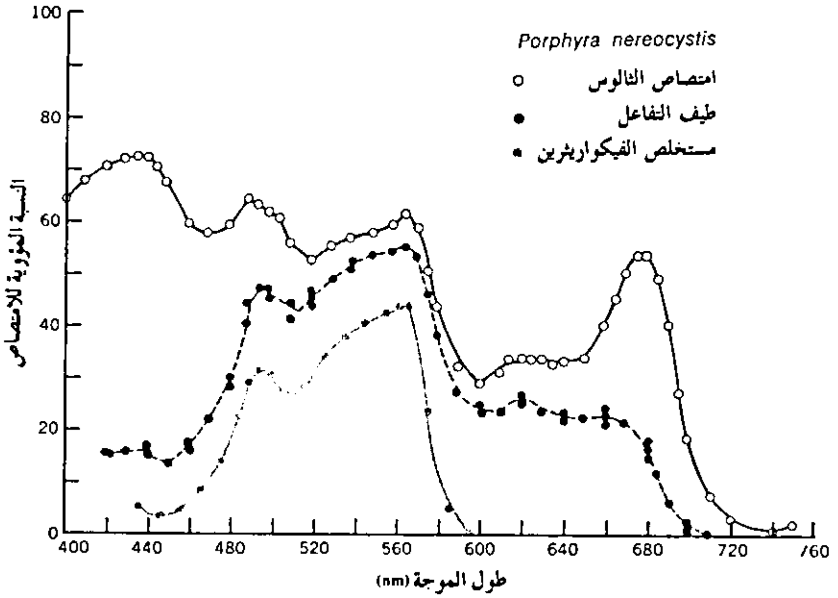
علينا أن نذكر أن تفاعل هيل Hill reaction (انظر الفصل العاشر) يدعم هذه النظرية بشكل واضح. يوضح هذا التفاعل أن البلاستيدات الخضراء المعزولة isolated chloroplast تستطيع توليد الأوكسجين إذا مازودت بالضوء والماء ومستلم مناسب للهيدروجين. ان وجود الماء وغياب ثانى أوكسيد الكربون جنباً إلى جنب مع الفرضية القوية بأن تفاعل هيل يحاكى تفاعل الضوء فى البناء الضوئى يصبح دليلاً قاطعاً بأن الماء هو المصدر الوحيد للأوكسجين المتولّد في البناء الضوئى. كما وأن المناقشة التى أجريناها أعلاه تفسح لنا المجال للافتراض بمستوى يقينى معقول من أن الهيدروجين اللازم لخطوات الاختزال المؤدّية لاختزال ثانى أوكسيد الكربون موجود بالفعل فى الماء.

تأثير ايمرسن Emerson effect

تنتقل الطاقة الضوئية الممتصة بواسطة الصبغات الاضافية accessory pigments إلى كلوروفيل a قبل أن تصبح فعالة فى عملية البناء الضوئى. ففى أثناء دراسة دور هذه الصبغات فى التمثيل الضوئى الحادث فى الطحالب، لاحظ العديد من الباحثين العاملين كل على انفراد ظاهرة عجيبة حقاً. لقد اكتشفوا أن الضوء الممتص بصورة مباشرة من قبل كلوروفيل a كان أقل فعالية فى البناء الضوئى عن ذلك الضوء الممتص بواسطة الصبغات الإضافية (صبغة الفيكوسيانين phycocyanin فى الطحالب الخضراء المزرقة وكذلك كل من الفيكوسيانين والفيكواريثرين phycoerythrin فى الطحالب الحمراء). ويوضح هذه الظاهرة

كل من طيف الامتصاص وطيف التفاعل المأخوذين لحالة الطحالب الحمراء porphyra nereocystis كما هو مبين فى الشكل (4-11). كما وأن نفس التأثير قد لوحظ من خلال قياسات فلورة كلوروفيل-a. حيث يحفز الضوء الممتص من قبل الفيكوبلينات phycobilins حدوث فلورة كلوروفيل-a بكفاءة أكبر عن ذلك الضوء الممتص بواسطة كلوروفيل-a مباشرة. ان أحد تفسيرات هذه الملاحظة التى تبدو متناقضة للوهلة الأولى هو أن كلوروفيل-a موجوداً بصورتين، الصورة المفلورة والنشطة من ناحية البناء الضوئى وكذلك الصورة غير المفلورة وغير الفعالة. لقد كان يعتقد أن طاقة الضوء الممتصة بواسطة الفيكوبلينات تتحول إلى الشكل المتفلور من كلوروفيل-a، إلّا أن هذا الاعتقاد قد ثبت خطأه فيما بعد.

لقد استخدم العالم روبرت ايمرسن Robert Emerson الضوء أحادى اللون monochromatic وبأطوال موجات مختلفة فى إجراء قياسات دقيقة للناتج الكمى



شكل 4-11 : أطياف الامتصاص والتفاعل للطحلب الأحمر Porphyra nereocytis. لاحظ أن هناك خمول ملحوظ في منطقة 675-680 (nm)، على الرغم من أن طيف الثالوس يبين ذروة ملموسة للامتصاص عند هذه المنطقة (عن بلينكس Blinks، 1964 في كتاب جيس Giese وآخرين، الفسيولوجيا الضوئية، نيويورك Academic press).

quantum yield* للبناء الضوئي مقاساً، والجارى فى الطيف المرئى. لقد لاحظ العالم انخفاضاً ملحوظاً فى الناتج الكمى للأوكسجين عند أطوال موجات تزيد عن 680 نونومتر (nm)، وهى مساحة فى الطيف تحتلها الحزمة الحمراء التى يمتصها كلوروفيل-a. وبسبب وجوده فى المساحة الحمراء من الطيف، فإن انخفاض الناتج الكمى الذى لاحظه ايمرسن يعزى عموماً إلى الانخفاض (الهبوط) الأحمر red drop. ان اكتشاف الانخفاض الأحمر هذا قد أضاف المزيد من علامات الاستفهام إلى نشاط كلوروفيل-a فى البناء الضوئى. سرعان مااكتشف ايمرسن ومساعديه أن كفاءة البناء الضوئى التى انخفضت عند أطوال موجات تزيد عن 680 نونومتر (nm) يمكن استعادتها باستخدام طول موجة أقصر من ذلك وبشكل متزامن. ان تأثير الجمع بين الحزمتين الضوئيتين على معدّل البناء الضوئى يزيد عن مجموع تأثير كل منهما على حدة. ويطلق على زيادة البناء الضوئى photosynthetic enhancement بتأثير ايمرسن Emerson effect.

منظومات الصبغة الثنائية Two pigment systems

تحصّل تأثير ايمرسن على اهتمام كبير فى أواخر الخمسينات وأوائل الستينات اذ اتضح بجلاء أن البناء الضوئى يتطلب التعاون الوثيق بين عمليتين كيميائيتين ضوئيتين photochemical processes. تؤثّر أطوال موجات الضوء الأقل من 680 نونومتر (nm) فى كلا العمليتين، بينما الموجات الأطوال من 680 نونومتر (nm) تؤثّر فى عملية واحدة (17). لقد أثبتت العديد من تحليلات طيف كلوروفيل-a ضمن الكائن الحى in vivo، ان القسم الأكبر من كلوروفيل-a الموجود فى البلاستيدات الخضراء يكون فى شكلين أحدهما يتمتع بامتصاص أقصى عند 673 نونومتر (Chl a 673) أما الشكل الآخر فبامتصاص أقصى عند 683 نونومتر (Chl a 683) (13). كما وأن هناك نوع آخر أيضاً من الكلوروفيل ذو الامتصاص الموجى الطويل قد تم اكتشافه بواسطة العالم بسيل كوك Bessel Kok (40)، إلّا أن

* يعرف الناتج الكمى بأنه عدد جزيئات الأوكسجين المحررة نتيجة للكمات quanta الضوئية الممتصة.

كميته أقل كثيراً من النوعين السابقين. ويسمى هذا الكلوروفيل بـP700 (و P هنا تعنى الصبغة pigment) ويبلغ مداه الأقصى الامتصاصى عند 700 نونومتر (nm) ويعتقد أنه صورة ثالثة لكلوروفيل-a (18).

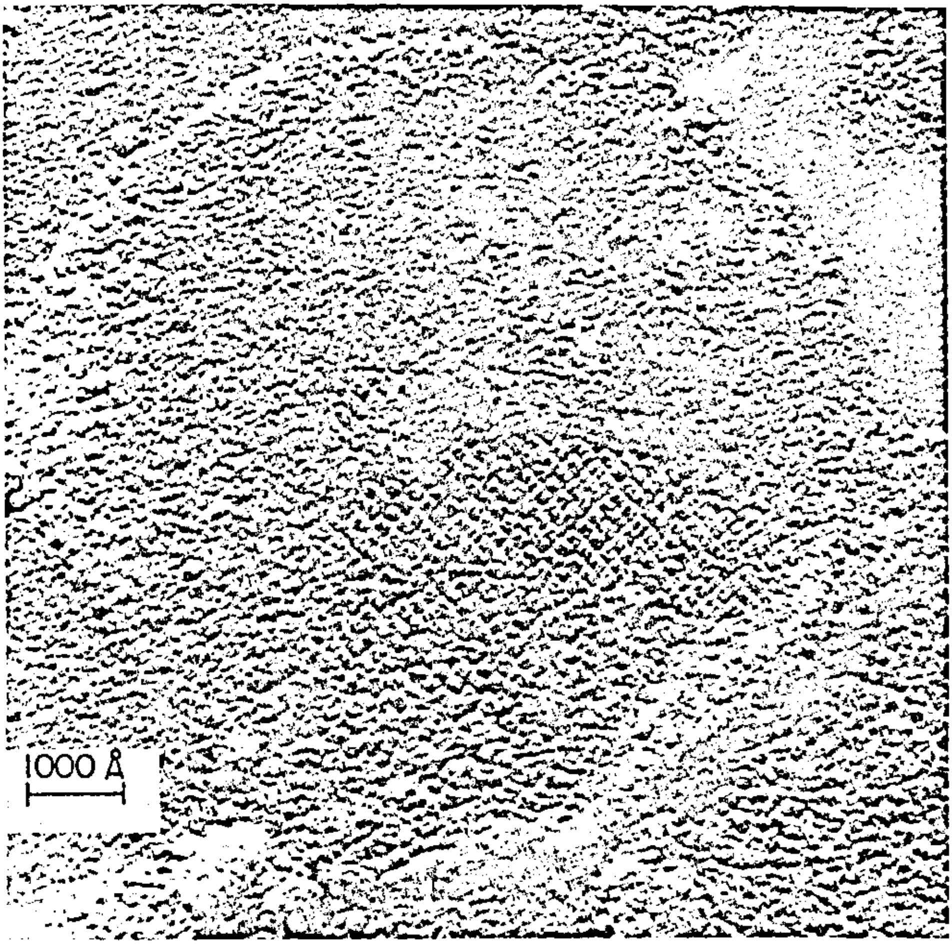
وهكذا يظهر أن البناء الضوئى يحدث بفعل عمليتين كيميائيتين ضوئيتين تقترن كل منهما بمجموعة معينة من الصبغات. إن هذه المجموعات من الصبغات المستحوذة على الضوء يشار إليها بالمنظومة الأولى للصبغات pigment system I والمنظومة الثانية للصبغات pigment system II. ان كلوروفيل-a 683 وكذلك P700 وكذلك الكاروتينات هى المسؤولة عن الاستحواذ على الطاقة الضوئية فى منظومة الصبغات الأولى، بينما يكون كلوروفيل-a 673 وكلوروفيل-b والفيكوبلينات هى المسؤولة عن الاستحواذ على الطاقة فى المنظومة الثانية (26، 37، 48).

وحدة البناء الضوئى Photosynthetic unit

اعتقد الباحثون القدامى فى البناء الضوئى أن امتصاص الضوء وتحويل طاقته يتطلبان وجود البلاستيدات الخضراء السليمة. إلّا أن بعض الباحثين قد تمكنوا خلال الخمس عشرة سنة الأخيرة من إظهار أن تفاعل هيل Hill reaction يمكن أن يحدث عند استخدام شظايا صغيرة من البلاستيدات الخضراء مما يفسر امكانية أن تكون الواحدة من البلاستيدات الخضراء تتشكل فى العديد من وحدات البناء الضوئى دقيقة الحجم. وتعرف وحدة البناء الضوئى بأنها أصغر مجموعة من جزيئات الصبغة تشترك لاحداث القدر الكافى من النشاط الكيميائى الضوئى. ويعنى هذا أن الامتصاص كم ضوئى وانتقاله إلى مركز الاحتجاز trapping center حيث يشجع فى إطلاق أحد الالكترونات.

لقد بينت الدراسات التى قام بها كل من بارك Park وبيجنس biggins (53) باستخدامهم للمجهر الالكترونى، الشواهد على وجود وحدات البناء الضوئى داخل البلاستيدات الخضراء وبوصفها تراكيب مميزة بشكلها الخارجى. ولقد

تمكنا من عزل وحدة البناء الضوئى من صفائح البلاستيدات الخضراء chloroplast lamellae ووجدا أن وزنها الجزيئى molecular weight يقارب المليونين، وأنها تحتوى على حوالى 230 جزىء من الكلوروفيل. ولقد أطلق بارك وبيجنس اسماً على وحدات البناء الضوئى التى تمكنا من عزلها بالكوانتسوم quantasome حيث قيل بعدها كمصطلح. يوضح الشكل (5-11) بعض كوانتسومات البلاستيدات الخضراء للسبانخ.



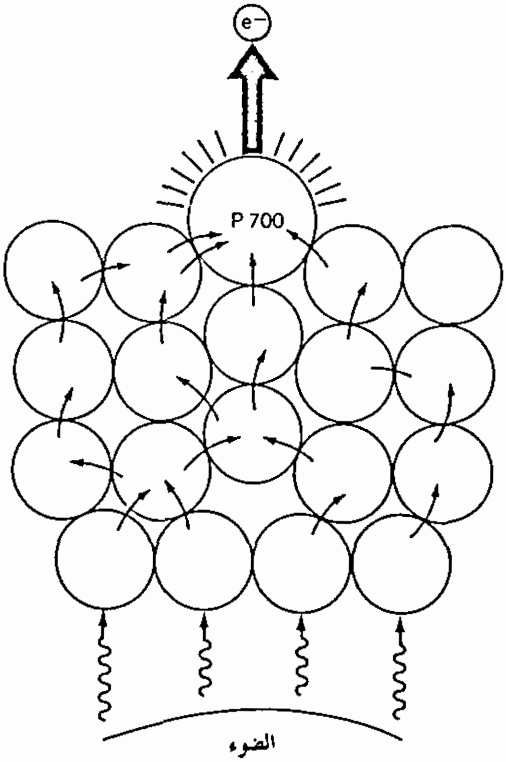
شكل 5-11 : كوانتاسومات من بلاستيدة خضراء لنبات السبانخ (عن الدكتور رودريك بارك Roderic Park . مختبر لورنس الاشعاعى كاليفورنيا.)

يتيح الترتيب المتراص لخلايا الكلوروفيل فى الكوانتسوم فرصة طيبة لانتقال الطاقة بواسطة الرنين. إذ نجد أن كمّ الضوء الممتص بواسطة جزىء واحد للكلوروفيل سينتقل من جزىء لآخر إلى أن يتسرب بصورة حرارية أو بالفلورة أو يتحول إلى شغل كيميائى chemical work. ان جزىء الكلوروفيل الذى يمتص كمّ واحد من الضوء سيرتفع إلى حالة التهيج الأولى singlet excited state، ويبقى الكمّ الضوئى فى صورة طاقة التهيّج الأولى لمدّة تساوى 10^{-9} ثانية تقريباً، تاركاً بذلك فرصة ضئيلة للغاية أمام هذه الطاقة الزائدة كى تؤدّى شغلاً كيميائياً. ورغماً عن ذلك فأن تنقل طاقة التهيج الأولى بين الجزيئات المتراصة يكون ذا فاعلية كبيرة وليس بشكل عشوائى تماماً (41).

يحدث تنقل الكمّ أكثر مايحدث من صيغة ذات امتصاص للموجات الأقصر إلى أخرى ذات امتصاص الموجات الأطول. وبناء على ذلك فإذا ماحوى الكوانتسوم عدداً صغيراً من جزيئات الصبغة لها موجة امتصاص أطول، فإنه يمكن أن تصبح هذه الصبغات بمثابة مصايد للطاقة energy traps. وهذا بالفعل مايعتقد حدوثه ضمن المنظومة الأولى للصبغات حيث تحتوى على صبغة امتصاص الموجات الطويلة P700 النشطة. ان طاقة التهيج الأولى الناتجة عن امتصاص كمّ ضوئى من قبل (Chl a 683) ستنتقل إلى الصبغة P700 التى تحتويها. لقد قدرت كمية الصبغة P700 حسابياً فى البلاستيدة الخضراء بنسبة تركيز جزىء واحد أو اثنين لكل 300 جزىء من الكلوروفيل، ويبدو أن هذا مناسباً، كما وأن من المعتقد أن الصبغة P700 تعمل بمثابة مركز للتفاعل الضوئى الكيميائى photochemical reaction center فى الكوانتسوم. يوضح الشكل (6-11) منظراً تخطيطياً لاستحواذ الكوانتسوم على الطاقة الضوئية.

انتاجية قدرة التمثيل Production of assimilatory power

بعد أن ناقشنا بعض جوانب التفاعلات الكيميائية الضوئية نتمكن الآن من تصور المخطط العام للبناء الضوئى. والسؤال المطروح هل يفرد هذا المخطط للبلاستيدة الخضراء وحدها أو أن تأخذ الخلية برمتها أيضاً؟. على مدى مايزيد



شكل 11-6 : اكتساب عدد من جزيئات الكلوروفيل للضوء. يسبب امتصاص جزء الكلوروفيل لكوانتم من الضوء ارتفاع الأول إلى حالة تهيج أولى. ومن ثم ينتقل الكوانتم الضوئى بصورة طاقة التهيج الأولى من جزىء إلى آخر عن طريق الانتقال الرنينى. يحدث الانتقال الرنينى أكثر مايحدث من صبغة ذات موجة امتصاص أقصر إلى أخرى ذات موجة امتصاص أطول. وبهذا تصبح هجرة الطاقة إلى جزىء الكلوروفيل (P700) أوفق، بسبب تمتع صيغته بموجة امتصاص أطول. ونتيجة لذلك تتأكسد الصبغة (P700) أى تحرر أحد الكتروناتها. راجع النص لتعميق الفهم.

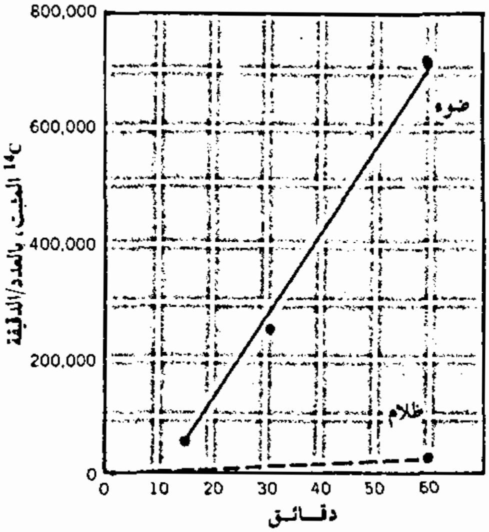
عن المئة عام كان يعتقد أن البناء الضوئى لايذكر إلّا بصحبة البلاستيدات الخضراء، ولكن لم يكن معروفاً فى السابق تفرد حدوث البناء الضوئى فى هذه الدقائق السيتوبلازمية وحدها من عدمه. وفى الحقيقة كان يعتقد على مدى سنين طويلة أن تفاعل النور وحده هو الذى يحدث فى البلاستيدة الخضراء أما اختزال ثانى أوكسيد الكربون فيحدث فى سيتوبلازم الخلية. وما إن حان عام 1954 حتى ظهر أن البلاستيدات الخضراء المعزولة تستطيع أن تختزل ثانى أوكسيد الكربون إذا وضعت فى ظروف مختبرية محيطة مناسبة (4، 5). وبناءً على ذلك فإن الانزيمات ذات العلاقة بعملية اختزال ثانى أوكسيد الكربون ومقدرة التمثيل (وتسمى أيضاً بقدرة الاختزال reducing power) تلك الانزيمات اللازمة لاتمام التمثيل يجب أن توجد، بل وربما تنتج، داخل الوحدة من البلاستيدة الخضراء. وهنا تتوجب الاجابة على عدّة أسئلة: ماهى قدرة التمثيل

المطلوبة وكيف تستحدث؟ ماهى المنظومات المتعلقة بتخليق مقدرة التمثيل؟ إلى أى مدى يتم تحويل طاقة الضوء إلى طاقة كيميائية؟ ماهو الدور الذى يلعبه الماء فى المخطط العام هذا؟

تمثيل ثانى أوكسيد الكربون Carbon dioxide assimilation

أن تثبيت ثانى أوكسيد الكربون بواسطة البلاستيدات الخضراء المعزولة سواءً فى الضوء أو فى الظلام مبين فى الشكل (7-11). يصاحب اختزال ثانى أوكسيد الكربون تولد الأوكسجين O_2 بما يتفق تماماً مع خارج قسمة $\frac{O_2}{CO_2} = 1$ المعروف تماماً فى البناء الضوئى. وكما يتضح بجلاء من الشكل (7-11) فأن اختزال ثانى أوكسيد الكربون هو عملية تعتمد تماماً على وجود الضوء، وتستمر بمعدّل ثابت لمدّة ساعة على الأقل.

لقد تمكّن أرنون D.O. Arnon ومساعديه فى جامعة كاليفورنيا من التعرّف على بضع نواتج قابلة وغير قابلة للذوبان بما فى ذلك أملاح الفوسفات العضوية phosphate esters للجلوكوز والفركتوز والرايبولوز ribulose والسيدوهيبتولوز sedoheptulose وكذلك الـdihydroxyacetone وحامض الجلسرين glyceric acid



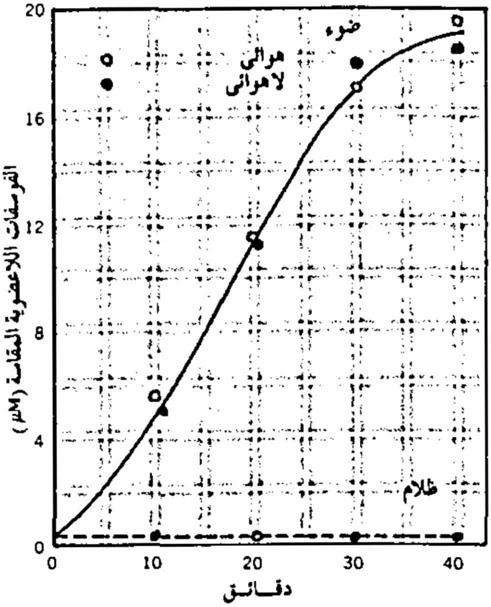
شكل 7-11 : تثبيت $^{14}CO_2$ بواسطة البلاستيدات الخضراء المعزولة من نبات السبانخ، فى كل من الضوء والظلام (عن ألين Allen وآخرين، 1955، مجلة الجمعية الأمريكية للكيمياء، 4149:77)

وأحماض الجليكوليك glycolic والمالك malik والأسبارتك aspartic، والالنين alanineوالجليسين glycine ثم الـfree dihydroxyacetone وأخيراً الجلوكوز. وتم اكتشافهم هذا بمساعدة ثانى أوكسيد الكربون المشع وطرق الكروموتوجرافى chromotography techniques. ولقد تحصلوا على المالتوز maltose والجلوكوز بمعالجة النواتج غير القابلة للذوبان بواسطة أنزيم الأميليز اللعابى salivary amylase. لقد اعتبر تكون المالتوز بمعالجته بالاميليز من الاختبارات الخاصة والكاشفة عن تكون النشاء فى البلاستيدات الخضراء المعزولة مع توفر ثانى أوكسيد الكربون والماء والضوء وبدون مساعدة من منظومات انزيمات السيتوبلازم أو مصادر الطاقة.

فسفرة البناء الضوئى Photosynthetic phosphorylation

صاحب اكتشاف امكانية تمثيل ثانى أوكسيد الكربون فى البلاستيدات الخضراء المعزولة، تفهم حتمية إحتواء البلاستيدة الخضراء على الأنزيمات اللازمة لعملية التمثيل هذه، وان البلاستيدة الخضراء قادرة على انتاج الـATP الضرورى لتكوين النواتج الرئيسية للبناء الضوئى. لقد أوضح ارنون Arnon وآخرون (5،4) أن البلاستيدة الخضراء تستطيع بوجود الضوء أن تنتج الـATP. ومن هنا أطلقوا على العملية تسمية فسفرة البناء الضوئى. ولقد كشف ذلك عن حقيقة كانت غامضة حتى الآن مفادها أن الميتكوندريا mitochondria ليست الدقائق السيتوبلازمية الوحيدة القادرة على انتاج الـATP. كما وأن تكوين الـATP فى البلاستيدات الخضراء يختلف عن تكوينه فى الميتكوندريا بأنه لايعتمد على الأكسدة الجارية فى التنفس. ان عدم اعتماد فسفرة التمثيل الضوئى على الأوكسجين الجزيئى موضحة فى الشكل (8-11). والمهم هنا هو أن طاقة الضوء قد تحولت إلى ATP، وبقول آخر هو أن الطاقة الضوئية light energy تتحول إلى طاقة كيميائية chemical energy.

غير أن الـATP هو واحد فقط من المتطلبات اللازمة لاختزال ثانى أوكسيد الكربون بما يوصله إلى مستوى الكربوهيدرات. يجب أن يتكون عامل الاختزال

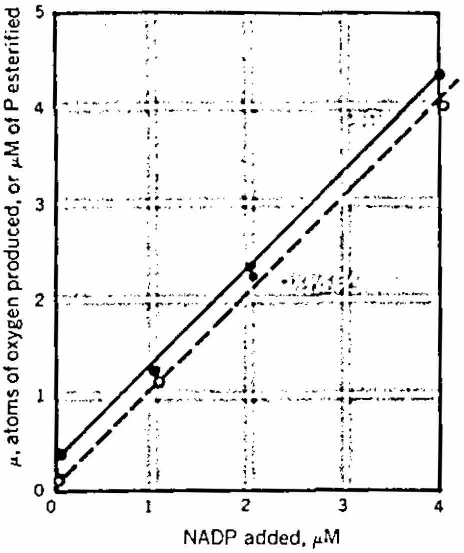


شكل 8-11 : تحاد الفوسفات اللاعضوى لتكوين ATP بواسطة بلاستيدات خضراء مكسّرة. لاحظ اعتماد فسفرة البناء الضوئى على الضوء وعدم اعتمادها على الأوكسجين (عن آرنون Arnon، 1959، في الجهاز الضوئى الكيميائى – تركيبه ووظيفته. مؤتمر بروكهافن للبايولوجيا 181:11).

فى عملية البناء الضوئى بحيث يمدّ العملية بالكترونات أو الهيدروجين اللازمة للاختزال. فمنذ عام 1951 برهن ارنون (2) أن البلاستيدات الخضراء المعزولة بمقدورها اختزال نيوكليوتيدات البايريدين pyridine nucleotides عندما يجرى تعريضها للضوء. ويتوجب أن يصاحب التفاعل الضوئى الكيميائى وجود منظومة انزيمية تستطيع الانتفاع بنيوكليوتيدات البايريدين المختزلة فور تكونها. لقد وجد أن الـ$NADPH_2$ هو نيوكليوتيد البايريدين المختزل (مختصر) ينشط أثناء البناء الضوئى (6). ومع وجود الماء والـADP والأورثوفوسفات Orthophosphate (P)، اختزلت كميات أساسية من الـNADP وصاحب ذلك تولد الأوكسجين حسب المعادلة التالية:

$$2ADP + 2P + 2\,NADP + 4H_2O \rightarrow 2ATP + O_2 + 2NADPH_2 + 2H_2O$$

وكما توضح هذه المعادلة، والشكل (9-11) فأن تولّد مول واحد من الأوكسجين يكون مصحوباً باختزال 2 مول من الـNADP واسترة estrification 2 مول من الأورثوفوسفات ويعتبر كل من الـATP ولـ$NADPH_2$ هما مصدرى الطاقة اللازمة لتمثيل ثانى أوكسيد الكربون، التى سمّاها آرنون بقدرة التمثيل



شكل 9-11 : اتحاد الفوسفات اللاعضوى بواسطة بلاستيدات خضراء معزولة لتكوين ATP بوجود نسب تركيز مختلفة لمركب NADP. لاحظ الترتيب الخطى بين كمية NADP المتاحة وبين كمية الفوسفات اللاعضوى المأخوذة. لاحظ أيضاً أن تحول الأوكسجين يتمثل فى خط مواز للفوسفات المأخوذة (عن آرنون Arnon، 1959، الجهاز الكيميائى الضوئى – تركيبه ووظيفته، مؤتمر بروكهافن للبيولوجيا، 11:181)

$(NADPH_2 + ATP)$، وعلينا أن نذكر بهذا الشأن أن الـ$NADH_2$ الناتج عن البناء الضوئى البكتيرى ينتفع به فى هذه العملية بدلاً من الـ$NADPH_2$ (68).

الفيريدوكسين Ferredoxine : قبل أن نواصل مناقشة فسفرة البناء الضوئى علينا أن نمعن النظر قليلاً فى اختزال الـNADP أثناء البناء الضوئى. كان يعتقد في أواخر الخمسينات أن اختزال الـ$NADP^+$ يصاحبه وجود عامل من البروتين القابل للذوبان والموجود فى البلاستيدات الخضراء. كما لاحظ آرنون وآخرون ان هذا البروتين قد اختزل الـ$NADP^+$ وصاحب ذلك تولّد كميات متكافئة stoichiometric amounts من الأوكسجين. ولقد سمّى «بعامل الـNADP-المختزل» NAD-reducing factor، الذى تم تنقيته أطلق عليه اسم photosynthetic pyridine nucleotide reductore (PPNR)، وذلك فى اعتبار أن نشاطه المساعد يظهر فقط لدى إضاءة البلاستيدات الخضراء (58). ولم تكتشف طبيعة مركب الـPPNR الحقيقية حتى عام 1962. فمن خلال ابحاث تاجاوا Tagawa وآرنون (65) عرف أن الـPPNR هو أحد أفراد عائلة البروتينات المحتوية على الحديد ومن نوع nonheme و nonflavin، وهى البروتينات

المعروف وجودها فى البلاستيدات الخضراء. يستخدم المصطلح النوعى الشامل فيريدوكسين ferredoxin لوصف هذه البروتينات شكل (11-10). إذا مابحثنا فى المؤلّفات المختصة لاكتشفنا أن البروتينات من عائلة الفيريدوكسين قد جرى عزلها عن البلاستيدات الخضراء للعديد من النباتات وعينت أدوارها المتعددة. ومانسميه اليوم بالفيريدوكسين كان يسمى فى الماضى بالميثاإيموجلوبين العامل–المختزل methaemoglobin-reducing factor، والعامل المختزل–NADP، والعامل المختزل–PPNR، والعامل المختزل–haem، والأنزيم الأحمر red enzyme (3).

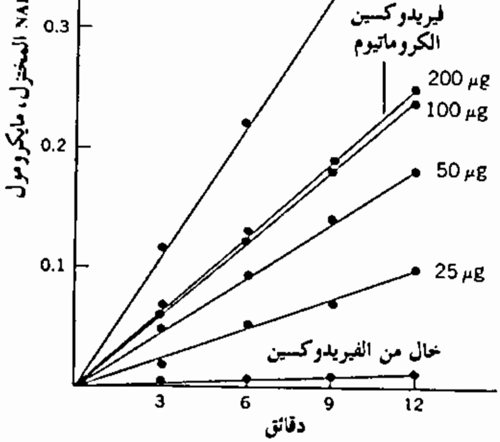
كان يعتقد قبل اكتشاف الفيريدوكسين أن الـ $NADP^+$ هو مستلم الالكترون النهائى فى تفاعل الضوء لعملية البناء الضوئى. إلّا أن الكلوروفيل المضاء يتفاعل مباشرة مع الفيريدوكسين وليس مع $NADP^+$ (3،65). يسبب اضائة الكلوروفيل سريان الالكترونات إلى الفيريدوكسين. كما وأن الفيريدوكسين المختزل يسبب بدوره اختزال الـ $NADP^+$ ضمن تفاعل مساعَد انزيمياً لا يعتمد على الضوء (3). وهذا يعنى أن الفيريدوكسين هو المستلم النهائى للالكترون فى تفاعل الضوء للبناء الضوئى.

هناك شواهد غير مباشرة توحى بوجود حالة بينية تتوسط الفيريدوكسين والمنظومة الأولى للصبغات pigment system I. فلقد تمكن يوكم Yocum وسان بترو San Pietro (73) من عزل مادّة أسموها المادّة المختزلة للفيريدوكسين ferredoxin reducing substance (FRS) ولاحظا أن هذه المادّة تحوى شحنات الكترونية سالبة أكثر من احتواء الفيريدوكسين لها. وإذا كانت هذه المادّة (FRS) تشكل بالفعل جزءاً من سلسلة انتقال الالكترونات فى عملية البناء الضوئى يسهل استنتاج أن الكترونات منظومة الصبغات الأولى تنتقل إلى هذه المادّة أولاً، ثم تتولى المادّة التى جرى اختزالها اختزال الفيريدوكسين بدورها. ان تركيب مادّة الـFRS الكيميائى لايزال مجهولاً حتى الآن، إلّا أنها تبدو مركباً من جزيئات مختلفة. ومن هنا أخذنا فى نطاق مادّة الكتاب بأن الفيريدوكسين سيعتبر هو المستلم الابتدائى للألكترون من منظومة الصبغات الأولى، وذلك حتى تتاح شواهد مباشرة على اشتراك مادّة الـFRS فى البناء الضوئى.

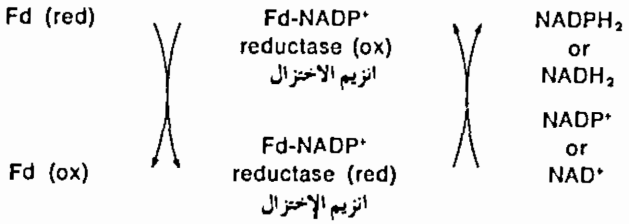
شكل 10-11 : الفيريدوكسين المتبلور في نبات السبانخ (عن آرنون Arnon) .

ان اختـزال الـ $NADP^+$ بواسطـة الفيريدوكسيـن الموجـود فى السبانـخ والفيريدوكسين الموجود فى الكروماتيوم chromatium موضح بالشكل (11-11). وفى ظل الظروف العاديّة للبناء الضوئى تعاد أكسدة الفيريدوكسيـن عن طريـق استلامه للالكترون عن طريق الـ $NADP^+$ حيث يتم اختزاله. يتطلب الأمر مقدار واحـد مول الـ $NADP^+$ لأكسدة مقـدار 2 مول من الفيريدوكسيـن من جديـد (72،35). وحيث يحتاج اختزال جزىء واحد من الـ $NADP^+$ الكترونين اثنين، يتطلب بالتالى اختزال ثمّ أكسدة جزىء واحد من الفيريدوكسين انتقال الكترون واحد لاغير.

يعتبـر انزيـم الفيريدوكسيـن-NADP من العوامـل المساعـدة علـي اختـزال الـ $NADP^+$ بواسطة الفيريدوكسين. لقد تمكن الباحث شين Shin وآخرون (61) لأول مرّة من عزل هذا الأنزيم من البلاستيدات الخضراء لنبات السبانخ. وعلاوة علـى الالفـة العاليـة بيـن هذا الانزيـم و الـ $NADP^+$، فإن الأنزيـم لا يأتلـف مع الـ NAD^+ إلّا قليلاً (60).



شكل 11-11: تفاعل السبانـخ مع فيريدوكسيـن الكروماتيـوم أثنـاء اختـزال NAD^+ بواسطـة البلاستيدات الـخضراء الـمضاءة (عـن باتشوفـن وآرنون Bachofen and Arnon، 1966، الكيمياء الحيوية والفيزياء الحيوية، 259:120)



ومن هنا يتضح أن آلية اختزال الـ $NADP^+$ فى أثناء البناء الضوئى تتكون من ثلاثة مراحل (60) : آ. الاختزال الضوئى الكيميائى لمادّة الفيريدوكسين ب. إعادة أكسدة مادّة الفيريدوكسين بواسطة انزيم (فيريدوكسين–$NADP^+$) Ferredoxin-$NADP^+$ reductase جـ. إعادة أكسدة الأنزيم المذكور بواسطة مادّة الـ $NADP^+$.

انتقال الالكترونات Electron transport : يُختزل الفيريدوكسين بالكترون واحد يحرره جزىء من صبغة P700 المهيج ضوئياً (راجع مناقشة وحدات البناء الضوئى photosynthetic units). وهذا يعنى أن يكون الفيريدوكسين هو أول مستلم للالكترون فى منظومة الصبغات الأولى شكل (11-12). ونتيجة هذا التفاعل الكيميائى الضوئى هى جزىء مؤكسد واحد من صبغة P700 (الذى ينقصه الكترون). يتطلب تدفق الالكترونات المستمر إلى الفيريدوكسين حدوث امداد مستمر بالالكترونات إلى صبغة P700. وبقول آخر يتطلب هذا أن يحافظ على الصبغة فى حالة مختزلة. ويعنى هذا توجب أن توفر آلية البناء الضوئى حاملاً ما للالكترونات لامداد منظومة الصبغات الأولى.

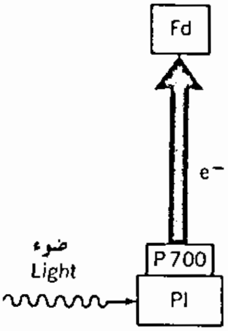
توحى البحوث الحديثة كثيراً بأن حامل الالكترونات المباشر إلى صبغة P700 المختزلة ضوئياً يكون إما السيتوكروم-f (Cytochrome-f) أو البلاستوسيانين plastocyanin (وهو بروتين يحتوى على النحاس) (69،41). لقد اكتشف أن كلا المركبين يتواجدان فى أنسجة البناء الضوئى لكل من الطحالب والنباتات العليا، كما أنهما يملكان فرق جهد للأكسدة والاختزال (redox) تقترب مما هو موجود فى الصبغة P700 (حوالى 0.43 فولت). كما وأن هناك بعض الشواهد الدالة على أن البلاستوسيانين يوجد بالقرب من مركز التفاعل

الضوئى (P700) لمنظومة الصبغات الأولى، أكثر من وجود السيتوكروم f. وإذا صح ذلك يصبح البلاستوسيانين هو حامل الالكترون المباشر إلى P700 السابق اكسدتها ضوئياً. وبالتالى يصبح السيتوكروم f فى هذه الحالة هو المسؤول عن نقل الالكترونات إلى البلاستوسيانين.

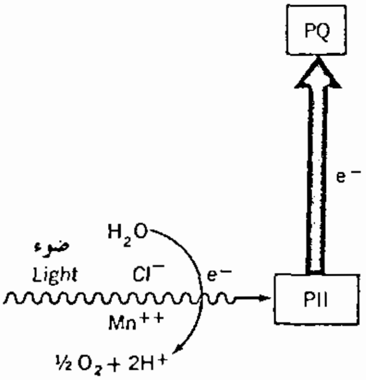
$$\text{P700} \xrightarrow{e^-\ \text{الكترون}} \text{plastocyanin} \xrightarrow{e^-\ \text{الكترون}} \text{cytochrome-f}$$

صبغة-700 — بلاستوسيانين — سيتوكروم-f

تأتى الألكترونات المنقولة بواسطة السيتوكروم f إلى البلاستوسيانين من الماء نتيجة لعملية التأكسد الجارية فى منظومة الصبغات الثانية pigment system II. علماً بأن المعروف عن الكيمياء الضوئية لمنظومة الصبغات الثانية يعتبر قليلاً بالمقارنة بما نعرفه عن منظومة الصبغات الأولى. ويعتقد أن مستلم الالكترون الابتدائى فى منظومة الصبغات الثانية هو البلاستوكوينون plastoquinone (69،57). يتمشى هذا المفهوم مع حقيقة أن مركبات الكوينون quinones تتوافر فى البلاستيدات الخضراء (9،43)، كما أن هذه الأخيرة تحتوى على أقل تقدير



شكل 11-12 : يسبب التهيج الضوئى لصبغة P700 تحرير الكترون واحد وانطلاقه إلى الفيريدوكسين المستلم الأولى. وبالنتيجة تتأكسد الصبغة P700 بينما يختزل الفيريدوكسين. وتنتقل كوانتومات الضوء الممتصة بواسطة المجموعة الأولى للصبغات (PI) إلى الصبغة (P700) بصورة طاقة تهيج أولى، وتسبب تهيجاً. ويكون انتقال هذه الطاقة من جزىء إلى آخر بالنقل الرنينى.



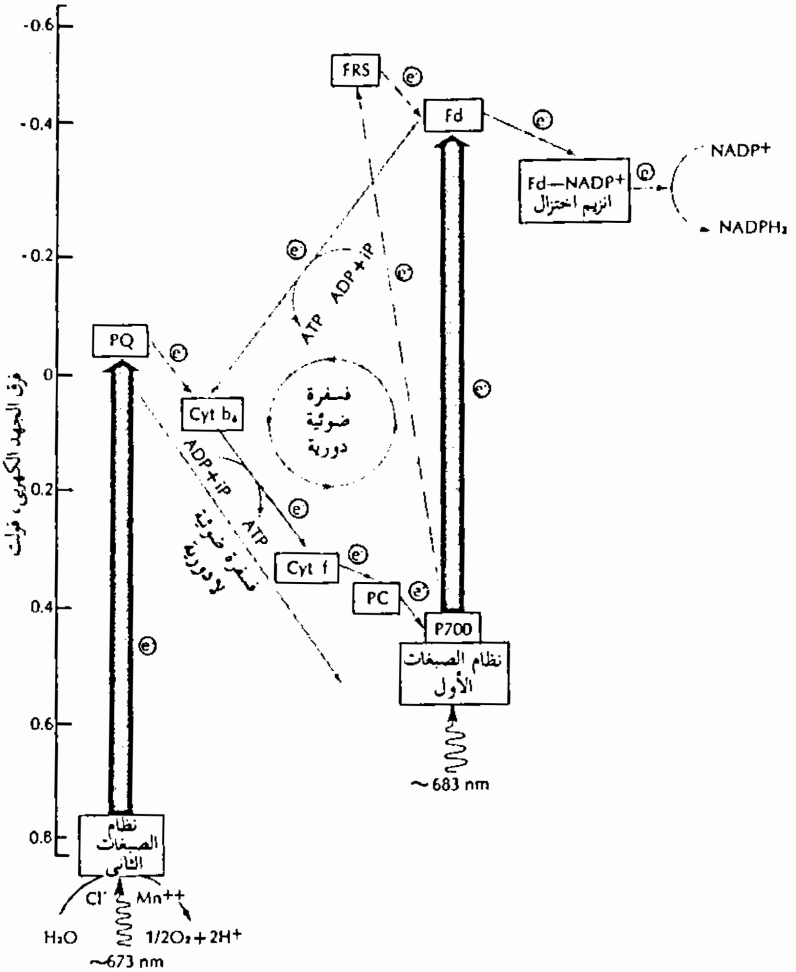
شكل 11-13 : يختزل البلاستوكوينون (PQ) بواسطة الالكترونات المناسبة من صيغة النظام الثانى (PII) المهيجة ضوئياً. يسترد نظام الصبغات الثانى مافقده من الكترونات ثانية من الماء، وينتج عن ذلك تحرر أيونات الهيدروجين وكذلك تحرر الأكسجين.

علـــى أربعـــة مركبـــات من نوع البلاستوكوينـــون: ثلاثـــة مركبـــات لـtocopherylquinones والرابع هو فيتامين-K (23). كما أن هناك بعض الشواهد على أن إضاءة البلاستيدات الخضراء بضوء منشط لمنظومة الصبغات الثانية، تسبب اختزال البلاستوكونيون، بينما تتسبب إضاءة البلاستيدات الخضراء بضوء منشط لمنظومة الصبغات الأولى، فى أكسدة البلاستوكونيون.

مما سبق ذكره يعتقد الآن أن الالكترونات تنتقل إلى البلاستوكونيون من الكلوروفيل المهيّج ضوئياً فى منظومة الصبغات الثانية. فى حين أن جزيئات الكلوروفيل التى تأكسدت بهذه الطريقة سوف تسترد الكتروناتها من الماء. هذا مع العلم بأن أكسدة الماء وانتقال الالكترونات من المركب إلى الكلوروفيل الذى تأكسد ضوئياً هو من التفاعلات التى لانفهم منها إلّا القليل. يبدو واضحاً تماماً، رغماً عن ذلك، أن هذا التفاعل يتطلب أيونات كل من المنجنيـــز manganese والكلور (34،69). يوضح الشكل (11-13) اختزال البلاستوكوينون بواسطة اضاءة منظومة الصبغات الثانية.

تتم أكسدة البلاستوكوينون، السابق اختزاله ضوئياً، بواسطة انتقال الكترون واحد إلى السيتوكروم-b_6. ومنذ اكتشاف هيل Hill وسكاريسبريك Scarisbrick (33) لمادّة السيتوكروم-b_6 تراكمت الشواهد التى تعضد احتمال مشاركة السيتوكروم-b_6 فى انتقال الالكترونات electron transport فى البناء الضوئى. ان السيتوكروم b_6 السابق اختزاله بواسطة البلاستوكوينون يستعيد حالة الأكسدة بمساعدة السيتوكروم-f. وبالربط بين السيتوكروم b_6 والسيتوكروم f تكتمل سلسلة حوامل الالكترونات تلك التى تربط بين منظومتى الصبغات الثانية والأولى. يوضح الشكل (11-14) تخطيطاً لتدفق الالكترونات بالحثّ الضوئى فى عملية البناء الضوئى.

الفسفرة الضوئيـــة اللادوريـــة Noncyclic photophosphorylation : يتطلـــب مسار الالكترونات من الماء إلى الفيريدوكسين عبر حوامل الالكترون، مشاركة منظومتى الصبغات، ويكون من نواتج هذه العملية تخليق الـATP شكل (11-14).



شكل 14-11 : تمثيل تخطيطى لانتقال الالكترونات بالحث الضوئى أثناء البناء الضوئى، ويوضح الفسفرة الضوئية الدورية واللادورية. PQ وتعنى بلاستوكوينون، $Cyt\,b_6$ وتعني سيتكروم-b_6، Cyt f تعنى سيتكروم-f، PC وتعنى بلاستوسيانين، PI وتعنى نظام الصبغات الأول، PII وتعنى نظام الصبغات الثانى، Fd تعنى الفيريدوكسين. اقرأ النص لتعميق المفهوم.

ويعنى هذا أن طاقة الالكترون الزائدة التى اكتسبها من امتصاصه لكمّ الضوء، يجرى الانتفاع به فى تخليق روابط فوسفاتية عالية الطاقة. هناك موضع واحد ضمن سلسلة تنقل الالكترونات فى البناء الضوئى، يحتمل من الناحية النظرية حدوث تخليق الـATP فيه – هو الموضع بين السيتوكرومb_6، والسيتوكروم f.

لاحظ أيضاً فى الشكل (11-14) أن الالكترونات القادمة من الماء يتم نقلها فى مسار ذو اتجاه واحد يؤدّى إلى الفيريدوكسين، حيث ينتفع بها فى اختزال الـ $NADP^+$. وبمعنى أدق أن مسار الالكترونات ليس دورياً، ولكن تعتبر تفاعلات الظلام فى البناء الضوئى بمثابة بالوعة لتصريفها. ومن هنا يمكن تسمية تخليق الـATP الناتج بطريقة تدفق الالكترونات هذا باسم الفسفرة الضوئية اللادورية.

الفسفرة الضوئية الدورية Cyclic photophosphorylation : تحت الظروف المانعة لحدوث الفسفرة الضوئية اللادورية، يمكن أن تختلق انسجة البناء الضوئى مساراً جديداً لتكوين الـATP (3). ومن الطرق المانعة لاتمام الفسفرة الضوئية اللادورية، عملية إضاءة البلاستيدات الخضراء بضوء أطوال موجاته تزيد عن 680 $m\mu$ (مليميكرون). وتكون منظومة الصبغات الأولى pigment system I تحت هذه الظروف نشطة، كما لا يتم انتزاع الكترونات الماء. ويمكن الكشف عن ذلك بملاحظة قلّة تولّد الأوكسجين فى هذه الحالة. فعند ايقاف تدفق الالكترونات من الماء إلى الفيريدوكسين يتوقف أيضاًحدوث الفسفرة الضوئية اللادورية، ومن ثم يتعطل اختزال ثانى أوكسيد الكربون. ومع تعطل اختزال ثانى أوكسيد الكربون يصبح الـNADP المتأكسد غير متاح كمستلم للالكترون من الفيريدوكسين. يتسبب تنشيط المنظومة الأولى للصبغات بواسطة موجات الضوء الأطول من 680 nm (نونومتر) فى تدفق الالكترونات من الصبغة P700 إلى الفيريدوكسين. وربّما يسلب السيتوكروم b_6 الفيريدوكسين الكتروناته بسبب عجز الأخير عن تسليمها للـ $NADP^+$. ومن هنا يمرر السيتوكروم b_6 الالكترونات بدوره إلى صبغة P700 مرّة أخرى عبر السيتوكروم-f والبلاستوسيانين plastocyanin شكل (11-14). هناك بعض الشواهد الدالة على أن البلاستوكوينون plastoquinone ربما ينوب عن السيتوكروم-b_6 فى دور المستلم الأولى للالكترونات من الفيريدوكسين فى ظل الظروف التى شرحناها مؤخراً.

يحتمل، من الناحية النظرية، تخليق الـATP ضمن الانتقال الدورى

للالكترونات، وذلك فى موضعين. فيمكن تخليق الـATP فى موضع يتوسط الفيريدوكسين والسيتوكروم -b_6، وكذلك بين السيتوكروم -b_6 والسيتوكروم -f شكل (11-14). ويسمى تخليق الـATP من جراء التنقل الدورى للالكترونات باسم الفسفرة الضوئية الدورية.

لقد ناقشنا من فورنا مشاركة مسارى تخليق الـATP فى عملية البناء الضوئى للطحالب والنباتات العليا. ويبدو أن الفسفرة الضوئية الدورية ترتبط بمنظومة الصبغات الأولى، كما ترتبط الفسفرة الضوئية اللادورية بمنظومة الصبغات الثانية pigment system II. تتسبب إضاءة البلاستيدات الخضراء بضوء ذى طول موجى كبير (الذى ينشط المنظومة الأولى) فى منع حدوث الفسفرة الضوئية اللادورية، ولايبقى فى الميدان إلّا الفسفرة الضوئية الدورية. وعندما يحدث ذلك يتوقف تكوين الـ$NADPH_2$، كما يتعطل اختزال ثانى اوكسيد الكربون (ربما الانخفاض الاحمر red drop) ولكن عند استخدام ضوء بموجات قصيرة بالاضافة لضوء الموجات الطويلة تستعيد الفسفرة الضوئية الدورية فعاليتها، ومن ثم يتكون الـ$NADPH_2$ للانتفاع باختزال ثانى اوكسيد الكربون. وينتج عن زيادة اختزال ثانى اوكسيد الكربون ارتفاع فى كفاءة استغلال الـATP المتكون ضمن الفسفرة الضوئية الدورية.

ومع انتاج الـATP واختزال الـNADP يصبح النبات مستعداً الان لاختزال ثانى اوكسيد الكربون الى مستوى الكربوهيدرات. علينا الآن ان نوقف مناقشتنا لتفاعلات الضوء ضمن البناء الضوئى والرجوع الى الدراسة التى اجراها الدكتور كالفن Calvin فى موضوع «مسار الكربون فى البناء الضوئى» تلك الدراسة التى منح بسببها جائزة نوبل عام 1961.

مركبات الكربون فى البناء الضوئى — The carbon compound of photosynthesis

يعود لليبغ Liebig الفضل فى اكتشاف أول نظرية لاختزال الكربون فى البناء الضوئى؛ اذ اقترح ان احماض النبات تعتبر مواد بينية تتوسط ثانى اوكسيد الكربون والسكريات. الا انه لم يعضد نظريته بشواهد تجريبية، اذ اعتمد فى

الاساس على كون ان احماض النبات تمثل مركبات بينية تفصل بين اختزال ثانى اوكسيد الكربون والسكريات، وشاهده فى ذلك حقيقة حموضة الفواكه الآخذة فى النضوج قبل أن تصبح حلوة عند نضجها.

كانت المعارضة القوية الاولى لنظرية ليبغ قد قدمها بييّر Baeyer (8) عندما اقترح اختزال ثانى اوكسيد الكربون اولاً الى الفورمالدهيد formaldehyde ومن ثم تكثيف جزيئات الاخير لتكوين السكريات. وكما هى العادة تسببت البساطة النسبية لنظرية الفورمالدهيد فى كثرة اتباعها بما غلّبها على الرغم من افتقارها ايضاً للشواهد التجريبية. وبالفعل فأن الفورمالدهيد يعتبر من المواد السامة للكثير من النباتات حتى بنسب التركيز الواطئة. فلقد كشفت بايتشناتز Paechnatz (52) ان الالوديا Elodea والكلوريلا Chlorella والتروبايلم Tropaeolum لا تستطيع الانتفاع بالفورمالدهيد لتكوين السكر. وفى حقيقة الامر انه وجدت ان نسب تركيز الفورمالدهيد المنخفضة حتى 0.003% تعتبر سامة لعمليتى التنفس والبناء الضوئى.

الكشف بالنظائر المشعة Radioactive tracing

من الواضح اننا كنا لا نتمكن من اكتشاف «مسار الكربون فى البناء الضوئى» بالبحث النظرى وحده، اذ يتطلب الامر تعضيد ذلك بتجريب معملى بما يمكننا من التدقيق فى تحليل كل خطوة والبرهنة على صدقها بالدلائل العملية بجانب الكلامية بما يؤدى الى توصيف كل مشارك فى التتابع الكامل الموصل لاختزال ثانى اوكسيد الكربون الى سكر. وبهذا الطرح تظهر مشاكل ضخمة بسبب الدور الثنائى للعديد من المنظومات الانزيمية الداخلة فى كل من التنفس والبناء الضوئى. وقد كاد الامر أن يوصلنا الى استحالة الاشارة بوضوح الى كل من المركبات الداخلة واثبات تبعيتها لاحد النظامين (ونقصد التنفس والبناء الضوئى) وذلك بسبب المزج المستمر بين مواديهما البينية. ولم تفلح الطرق والاجهزة البحتية المتاحة فى ذلك الوقت فى تقديم حل لهذه المعضلة. فالذى كان مطلوباً بالتحديد هو طريقة «التعليم» للمركبات اثناء اجراء تجارب موقوتة

على اعضاء حية تقوم بالبناء الضوئى، ومن ثم ترتيب هذه المركبات فى تتابع سليم.

وجاء الحل: باستخدام ثانى اوكسيد الكربون النظير المشع (المعلم)، خطونا اولى الخطوات فى اتجاه حل المعضلة (54، 55، 56) لقد اكتشف أن تثبيت نظير ثانى أوكسيد الكربون المشع $^{11}C_{62}$ بواسطة اوراق نبات الشعير والكلوريلا، قد حدث ليس فى النور وحده ولكن فى الظلام ايضاً. غير ان تثبيت ثانى اوكسيد الكربون فى الظلام قد حدث فقط عندما عرضت الاوراق للظلام على فترات قصيرة ومتعاقبة. وبعد ثلاث ساعات من الاظلام لم يحدث اى تثبيت لثانى اوكسيد الكربون لنبات الشعير. لم يتمكن الباحثون الاوائل فى هذا المجال من النجاح فى محاولاتهم لتمييز النواتج الابتدائية للبناء الضوئى، الا انهم قد تيقنوا ان هذه النواتج تحوى مجموعة الكاربوكسيل، تلك التى احتوت على غالبية الخواص الاشعاعية. وبسبب نصف الحياة half life القصيرة للكربون المشع ^{11}C (22 دقيقة)، تحددت امكانية الرواد باعمال التحليل القصيرة للغاية. لقد تم التغلب على تلك العقبة بواسطة التعرف على نظير جديد للكاربون المشع هو ^{14}C يقدر نصف حياته بـ 5000 عام (55، 56).

لقد مرت اعمال البحث بواسطة الكشف بالنظائر المشعة عن اختزال ثانى اوكسيد الكربون فى البناء الضوئى بفترة تشبه الركود اثناء الحرب العالمية الثانية، وبعدها سرعان ما استعاد البحث بثانى اوكسيد الكربون المشع $^{14}CO_2$ قوة دفع. واخيراً تمكن كالفن ومختبره من التوصل الى نتائج بحثه المرموق: رسم المخطط الكامل للمركبات البينية الداخلة فى اختزال ثانى اوكسيد الكربون اثناء البناء الضوئى وتمييز كل من هذه المواد.

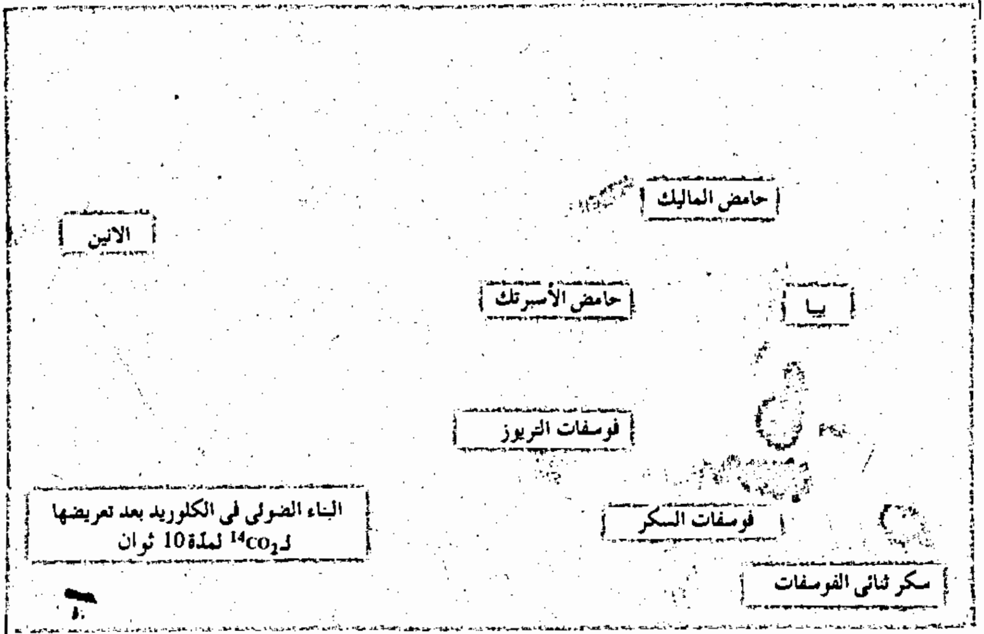
التصوير بالاشعاع الذاتى The radioautograph

علاوة على استخدام النظير المشع ^{14}C استخدم ايضاً مزيج من الفصل الكروماتوجرافى على الورق paper chromatography والتصوير بالاشعاع الذاتى radioautorgaphy. يوصلنا اسلوب الفصل الكروماتوجرافى الى التمكن من فصل الكميات القليلة من المركبات البينية الموجودة فى مزيج غاية فى التعقيد. بينما

يمكّن اسلوب التصوير بالاشعاع الذاتي الباحثين من التعرف على المركبات المشعة والداخلة في اختزال ثاني اوكسيد الكربون المشع وذلك على الرسوم الكروماتوجرافية chromatograms. ويعرض الرسم الكروماتوجرافي لفلم فوتوجرافي حساس، الذي سيحتوي بعد تحميضه على نقط في المساحات التي لامست بقع مشعة على الرسم الكروماتوجرافي. ويمكن التحصل على التقدير الكمي لنسب تركيز كل من مكونات التفاعل الحيوي (التحول الغذائي) metabolism وذلك عن طريق متابعة تعريض مركب يحتوي على كمية معلومة من الكربون المشع ^{14}C ومن ثم مقارنة كثافاته النسبية. يوضح الشكل (11-15) صورة اخذت بالتصوير الاشعاعي الذاتي في تجربة للبناء الضوئي.

انواع النباتات المستخدمة Type of plants used

اختار كالفن Calvin واعوانه نباتي الكلوريلا Chlorella والسينيديسمس Scenedesmus لاجراء دراستهم، وهما نوعان من الطحالب يلائمان عمليا

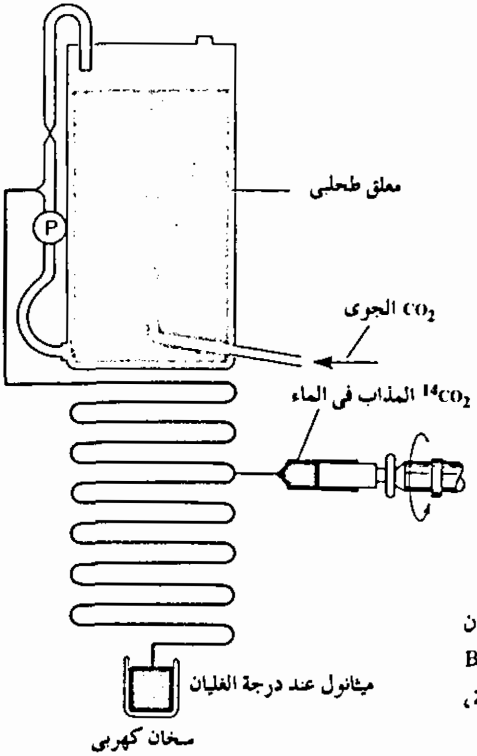


شكل 11-15: صورة اشعاعية radioautograph، توضح بعض خطوات التحول الغذائي الحادثة أثناء البناء الضوئي بعد تعريض الكلوريلا لـ$^{14}CO_2$ ولمدّة 10 ثوان (عن الدكتور بشام Bassham، مختبر لورنس الاشعاعي كاليفورنيا).

الدراسات على اختزال ثانى اوكسيد الكربون. كما انهما من النباتات الصغيرة احادية الخلية يمكن المحافظة عليهما فى الظروف المختبرية. اضف الى ذلك الى انه يمكن انمائهما فى مستنبت لغرض تكاثرها مما يتيح فرصة العمل على اعداد كبيرة منها، ويتبع ذلك الاقلال من الفوارق الى الحد الادنى. والاهم من ذلك حقيقة انه قد تم نشر العديد من الأبحاث حول فسيولوجيا هذين الكائنين. ويمكن تطبيق هذه المعارف على استنبات هذين النباتين من استخدام مادة بيولوجية يمكن تكرار انتاجها، مما هو ضرورى للغاية لاجراء دراسة تفصيلية حول التحول الغذائى.

مشكلة التعريض المحدود لثانى اوكسيد الكربون المعلم Problem of limited exposure to tagged Co_2

بقت مشكلة اخيرة تستوجب الحل. هو العثور على طريقة تمكننا من تعريض النبات لثانى اوكسيد الكربون المشع ولفترات وجيزة ومحددة فى سبيل قصر تعليم المركبات على الخطوات القليلة الاولى من مسار تمثيل الكربون. لقد تم العثور على حل لهذه المشكلة بشكل غاية فى البساطة والعبقرية فى نفس الوقت. يسمح لمعلق من الطحالب (الكلوريلا او السينيديسمس) باجراء بناء ضوئى تحت درجة حرارة ثابتة وضوء ثابت وذلك فى وعاء شفاف. يدخل ثانى اوكسيد الكربون فى الوعاء فى صورة فقاعات وبنسبة تركيز تشبعية (للبناء الضوئى). وتحت هذه الظروف يتم التوصل الى حالة الاستقرار. تقحم الخلايا الطحلبية من خلال انبوبة شفافة ضيقة المقطع الى كاس يحتوى على الميثانول methanol فى درجة الغليان ومن ثم يقف تماماً كل نشاط للتحول الغذائى. يتواصل البناء الضوئى فى كل من الانبوبة والوعاء. هذا مع العلم بان طول الانبوبة معروف وبالتالى يمكن معرفة الوقت الذى يقضيه المعلق الطحلبى عبرها. ومن هنا اذا ماحقن ثانى اوكسيد الكربون المشع مع ماء الى الانبوبة عند ازمان محددة يمكن حساب وقت تعريض الطحالب للكربون المشع. يمكن ان يغير وقت التعريض هذا من ثانية واحدة الى 15 ثانية. يبخر الكحول بعد ذلك ومن ثم تعرض الخلايا الطحلبية الى الخطوات التحليلية السابق شرحها. لقد



شكل 16-11 : نظام التعريض لثانى أوكسيد الكربون المعلم بالانسياب السريع (عن بشام Bassham وآخرين، 1954، الجمعية الكيميائية الأمريكية، 1760:76).

وجد ان وجود الكربون المشع يتناسب خطياً مع وقت التعريض. مما يوحى بالوصول الى ظروف الاستقرار. يوضح الشكل (16-11) تمثيلاً تخطيطياً للجهاز الذى استخدمه كالفن وجماعته فى هذا العمل.

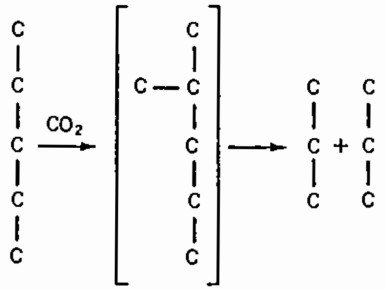
بعد التعريض لثانى اوكسيد الكربون $^{14}CO_2$ ولمدة خمسة ثوانى وجد اغلب الكربون المشع فى حامض الفوسفوجليسريك الثلاثى -3 (3- PGA) phosphoglyceric acid . وهو مركب ثلاثى الكربون يعتبر فى العادة من مركبات الجلايكوليسس (تفاعلات التسكر) glycolysis، علاوة على ذلك فأن اغلب الكربون المشع وجد متمركزاً فى مجموعة الكربوكسيل carboxyl group من هذا المركب. كما كشفت زيادة مدة التعريض لثانى اوكسيد الكربون المشع من 30-90 ثانية ان غالبية الكربون النظير يوجد فى فوسفات الهكسوز hexose phosphates بجانب الـ 3- PGA. وحيث ان الكربون الثلاثى والرباعى لفوسفات الهكسوز قد حوى غالبية النشاط الاشعاعى يكون من المعقول افتراض انها قد

نشأت من الـ3- PGA عبر طريق معاكس لمسار تفاعلات التسكر أى عبر الفوسفوجليسير الدهيد الثلاثى 3- phosphoglyceraldehyde والفركتوز الاحادى ـ السداسى الفوسفات fructose 1,6 - diphosphate والجلوكوز السداسى الفوسفات glucose 6- phosphate والجلوكوز الاحادى الفوسفات glucose 1- phosphate ويمكن تخليق النشاء والسكروز من الجلوكوز احادى الفوسفات مباشرة. وربما يكون ايضاً من المهم القول بان الـNADPH هو مركب التفاعل المسؤول عن اختزال الـ 3- PGA الى الـ 3- phosphoglyceraldehyde فى البناء الضوئى، على الرغم من اشتراك الـNADH فى تفاعلات التسكر.

رغماً عن ان مركب الـ fructose 1,6 diphosphate الناتج فى دورة كالفن قد وجد انه معلم بالتماثل، الا ان القول لا يصدق على فوسفات الجلوكوز الناشئة فى البناء الضوئى (25،38). ان التوزيع اللامتماثل للكاربون المعلم فى هذه المركبات يدحض التكثيف المباشر لـ triose phosphate المعلمة بالتماثل بوصفه تفاعل يؤدى الى تكوينها، على الرغم من ان fructose 1,6 diphosphate قد وضح انه من النواتج، ان التوزيع اللامتماثل للكربون المشع فى الجلوكوز المتكون اثناء البناء الضوئى يعرف بوصفه تأثير جبس Gibbs effect. ويوحى هذا بان نصفى الجلوكوز ينشآن من وعائين مختلفين للـ triose ـ كما أن الفركتوز ليس هو سابق الجلوكوز.

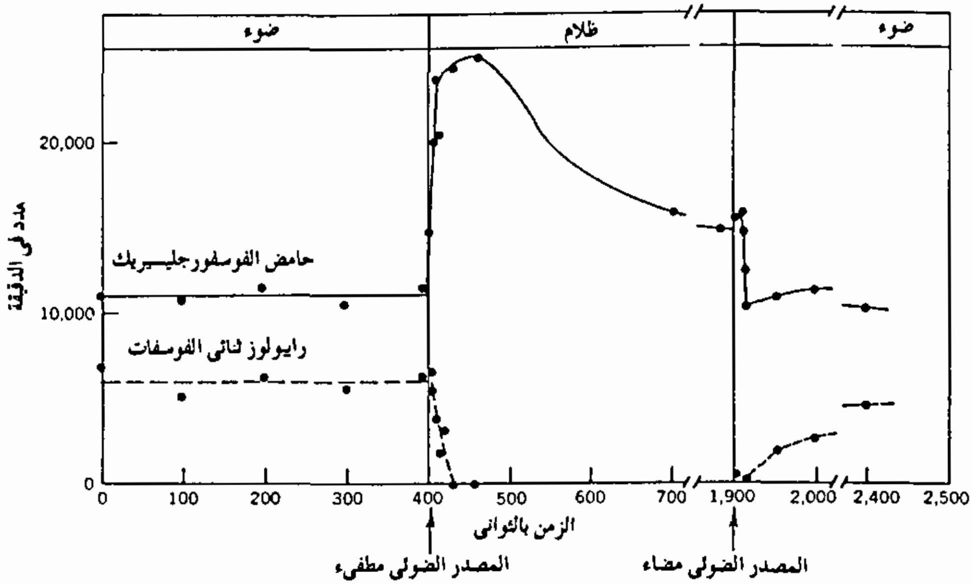
المستلم الاولى لثانى اوكسيد الكربون Initial acceptor of Co_2

ينحصر السؤال الآن فى اى مركب او مركبات هى التى تكون الـ3- PGA وهذا يعنى اى المركبات يكون المستلم الاولى لجزيئات ثانى اوكسيد



الكربون؟ هل يتكون الـ 3-PGA من اندماج ثاني اوكسيد الكربون بمركب ثنائي الكربون ام يندمج مع مركب خماسي الكربون ويكوّن بمساعدة الانزيمات جزيئين من 3-PGA؟ لقد تحصل كالفن على شواهد تدل على ان مركب خماسي ذرات الكربون هو الريبولوز - احادي - خماسي الفوسفات (RuDP) ribulose 1,5, diphosphate، وهو المستلم الاولي لجزيء ثاني اوكسيد الكربون. وينشأ الـ RuDP من رابيولوز - خماسي الفوسفات ribulose 5- phosphate وهو مركب هام من نواتج التحول الغذائي ينتج بدورة من الهكسوز احادي الفوسفات hexose monophosphate، بما يشير الى ضرورة تواجد عناصر مسار التحول الغذائي في سبيل اعادة توليد الـRuDP. لقد تحصلت هذه النظرية على تعضيدها بواسطة استخدام الكربون المشع في فوسفات السيدوهبتولوز sedoheptulose phosphate وهو احد اعضاء مجموعة الهكسوز احادي الفوسفات hexose monophosphate، وذلك بعد التعرض لفترة وجيزة الى ثاني اوكسيد الكربون المشع $^{14}CO_2$ (11). كما تم التوصل الى دليل اقوى على صحة اعتبار ان الـRuDP هو المستلم الاولي لثاني اوكسيد الكربون اثناء دراسة توزيع الكربون المشع في كل من ظروف الضوء والظلام. اذ ادى التحول من الضوء الى الظلام الى احداث تغيرات مرموقة في نسب تركيز كل من 3-PGA والـRuDP. اذ كانت النتيجة هي زيادة ملحوظة في الـ3-PGA يقابلها نقص في الـRuDP. ويوضح الشكل (11-17) هذه العلاقة.

ومن هنا يحق لنا ان نقول بوجود حالة استقرار عند اضاءة الخلايا حيث يتكون فيها الـ 3-PGA باستمرار بما يؤدي الى نقصان مستمر في الـ RuDP. الا انه عند حجب الضوء تحدث زيادة فجائية في الـ 3-PGA بما يوحي بان عملية الكربنة (الارتباط بثاني اوكسيد الكربون) التي ينشأ عنها الـ 3-PGA في تفاعل الظلام، لا يحتاج الى العوامل الشريكة الناتجة عن تفاعلات الضوء في البناء الضوئي. غير ان التفاعلات التي يختزل فيها الـ 3-PGA الى الفوسفوجليسير الدهايد الثلاثي ذرات الفوسفات 3- phosphoglyceraldehyde تظهر اعتمادية مباشرة على هذه العوامل المشاركة. فكما هو معلوم ان الـ ATP والـ NADPH (او الـ NADH) ضرورية لهذا الاختزال. وكما اشار آرنن ان هذه العوامل



شكل 11-17 : تأثير وجود الضوء على نسبة تركيز كل من (3-PGA) و (RuDP) (عن بشام Bassham وكالفن Calvin 1957 . مسار الكربون في البناء الضوئي. نيوجرسي: برنس - هول Prentice-Hall نشرت بإذن خاص).

المشاركة (والتي سميت بقدرة التمثيل assimilatory power)، يجرى تكوينها ضمن تفاعلات الضوء فى البناء الضوئى. وحيث ان هذه العوامل المشاركة تتواجد فى الخلية بكميات ضئيلة للغاية لذا تفترض سرعة استخدامها فور حجب الضوء. ومن هنا يمكننا القول بان 3- PGA سيستمر تكونه الى ان ينفذ مصدر مستلم ثانى اوكسيد الكربون (RuDP). ولكن بسبب شح وجود الكميات الضئيلة من العوامل المشاركة الضرورية، سرعان ما يتوقف التفاعل الذى يستخدم فيه الـ 3- PGA فور حجب الضوء. مع زيادة الـ 3- PGA يحدث نقصان سريع فى RuDP بما يوحى الى ان هذا المركب هو المستلم الاولى لجزىء ثانى اوكسيد الكربون (11). علينا ادراك، رغم كل هذا، انه لا تزال توجد شواهد على تكوّن مركب ثنائى ذرات الكربون بصورة مباشرة اثناء البناء الضوئى (63،74).

دورة كالفن The Calvin cycle

لقد استطاع كالفن ومساعدوه رسم مخطط لمسار التحول الغذائى الذى

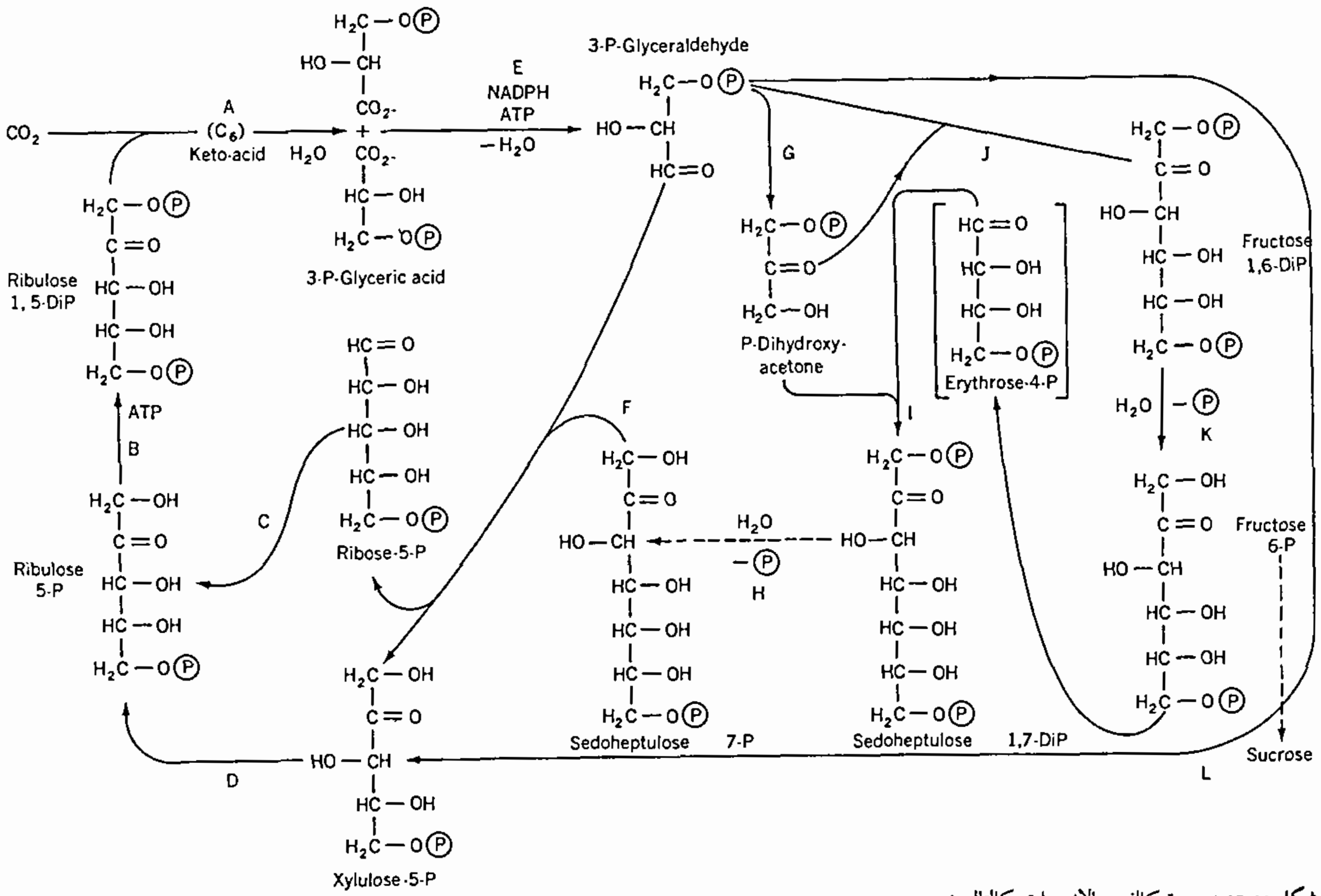
يحدد تمثيل الكربون وذلك اثناء تحديد التراكيز النسبية للكربون المشع فى مركبات الهكسوز hexoses والبنتوز pentoses والهبتولوز heptuloses الى آخره، ذلك المسار الذى لم يكن معروفاً من قبل.

مسار هتش – وسلاك The Hatch- Slack pathway

لقد اكتشف ان حامض المالـيك malic acid وحامض الاسبرتيك aspartic acid (42،30،25) هى المركبات السائدة ذات الكربون ^{14}C المعلم التى وجدت بعد فترات وجيزة من البناء الضوئى فى وجود ثانى اوكسيد الكربون المشع بالنسبة لبعض النباتات، والنجيليات الاستوائية بنوع خاص. علاوة على ذلك فأن الرابيولوز ثنائى الفوسفات ribulose- diphosphate وهو انزيم مساعد لعملية اتحاد الرايبيولوز -1،6- ثنائى الفوسفات بثانى اوكسيد الكربون فى البناء الضوئى يتوفر بكميات صغيرة فى هذه النباتات بينما يزيد التواجد النسبى بكميات وفيرة لانزيم يساعد على تكوين فوسفواينول بايروفيت (PEPA) phosphoenolpyruvate من الحامض البيروفى pyruvic acid والـ ATP (62). لقد انطلق سلاك وهتش (63) من هذه المعلومة الى اقتراح مسار جديد للانتفاع بثانى اوكسيد الكربون اثناء اجراء هذه النباتات للبناء الضوئى، ومن هنا تسمى هذه النباتات احياناً بالنباتات رباعية ذرات الكربون C_4.

يتطلب التسلسل الاولى للتفاعلات، حسب مسار هتش – وسلاك، فسفرة الحامض البيروفى بما يؤدى الى تكون الـ PEPA، الذى ينتج بارتباطه بثانى اوكسيد الكربون حامض الاوكزال‌استيك oxaloacetic acid. ومن ثم يدخل هذا الحامض فى تفاعل جانبى لتكوين حامض الاسبارتك aspartic acid او يختزل لتكوين حامض الماليك malic acid.

تحوى مجموعة النباتات رباعية ذرات الكربون نمطياً نوعين من البلاستيدات الخضراء يتواجدان فى صنفين من الخلايا. اذ تحوى اوراق هذه النباتات غمد ترنشيمى parenchyma sheath يحيط قطرياً بالحزم الوعائية. توجد ضمن خلايا الغمد بلاستيدات خضراء كبيرة تفتقر فى العادة الى الجرانا grana وتحتوى على



شكل 18-11 : دورة كالفن، الانزيمات كالتالى :

A, carboxydismutase; B, phosphopentokinase; C, phosphopentoisomerase; D, phosphoketopentose epimerase; E, triose phosphate dehydrogenase; F, transketolase; G, Phosphotriose isomerase; H, phosphatase; I, aldolase; J, aldolase; K, phosphatase; L, transketolase.

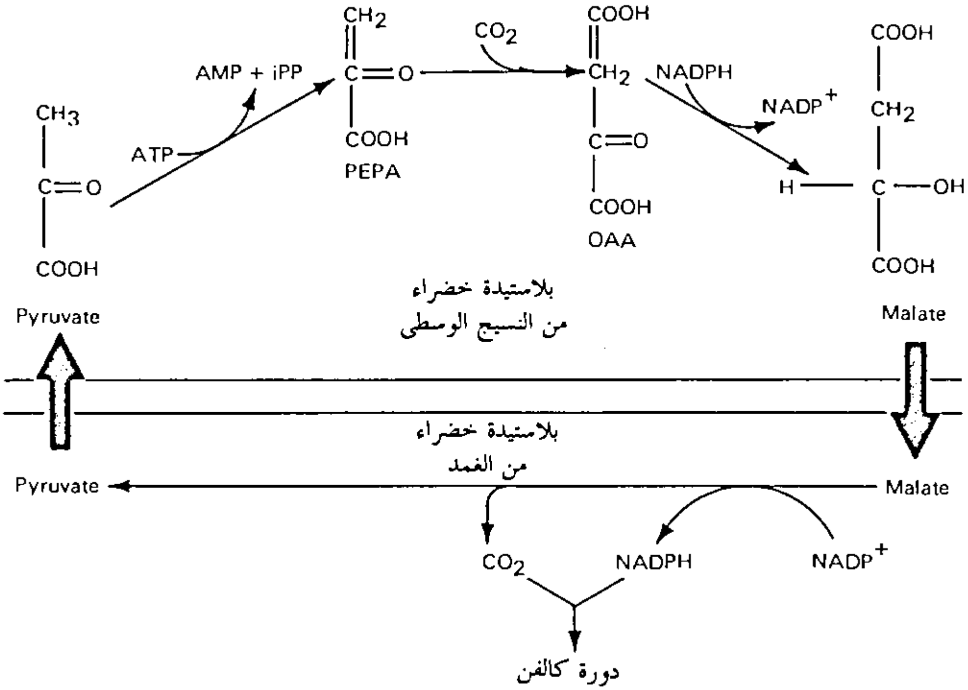
(عن كالفن، 1956، مجلة جمعية الكيمياء الأمريكية 1895:78).

حبيبات عديدة من النشاء. وعلى النقيض من ذلك تحتوى خلايا النسيج الوسطى للورقة mesophyll cells على بلاستيدات خضراء اصغر، التى تحتوى بدورها على الجرانا ولا تراكم النشاء شكل (11-19). يعتقد ان بلاستيدات خلايا النسيج الوسطى هى الموقع التى يتم فيها تحويل الحامض البيروفى الى حامض الماليك

شكل 11-19 : قطاع فى ورقة نبات قصب السكر يوضح بلاستيدة خضراء فى خلية غمد حزمى (إلى اليمين) وبلاستيدة خضراء لخلية من خلايا النسيج الوسطى (إلى اليسار) (التكبير 22,750 مرّة). لاحظ أن البلاستيدة الخضراء الأولى تظهر أكبر من الثانية. كان طول النهار 14 ساعة، وكنتيجة لذلك تنامت حبيبات النشاء فى البلاستيدة الخضراء للغمد الحزمى. لاحظ أيضاً خلو بلاستيدة النسيج الوسطى من النشاء ووفرة الجرانا (عن لايتش Laetsch، 1969، مجلة التقدم العلمى - أوكسفورد. 323:57، الصورة مهداة من المؤلّف جامعة كاليفورنيا).

وحامض الاسبرتيك aspartic acid. تتضمن البلاستيدات الخضراء لخلايا الغمد انزيماً يساعد على فك الارتباط المؤكسد بين حامض الماليك وثاني اوكسيد الكربون لانتاج الحامض البيروفي.

لقد اقترح ان حامض الماليك وحامض الاسبرتيك (في بعض النباتات) ينتقلان عبر الروابط البلازمية plasmodesmata ومن البلاستيدات الخضراء للنسيج الوسطي الى البلاستيدات الخضراء للغمد، حيث يرتبط كل من الحامضين لانتاج الحامض البيروفي، وينتقل الاخير راجعاً الى البلاستيدات الخضراء للنسيج الوسطي. يستخدم كل من ثاني اوكسيد الكربون والـ NADPH المتكون بالارتباط بين ثاني اوكسيد الكربون واحماض الكربون الرباعي الذرات ضمن دورة كالفن، تلك التي كشف عنها في البلاستيدات الخضراء للغمد وليس في البلاستيدات الخضراء للنسيج الوسطي. يوضح الشكل (20-11) مسار هتش – وسلاك.



شكل 20-11 : مسار هاتش – سلاك Hatch-Slack pathway راجع النص للاستزادة.

لقد لوحظ ان نباتات الكربون رباعى الذرات لا تتعرض فى العموم للتنفس الضوئى photorespiration، وهى العملية التى تحرر ثانى اوكسيد الكربون فى الضوء. ولا يكون مستغرباً اذن اكتشاف ان هذه النباتات هى اكثر كفاءة من غيرها فى احداث البناء الضوئى اى اكفأ من تلك التى تسودها دورة كالفن.

مقارنة بين البناء الضوئى والتنفس Photosynthesis vsrsus respiration

يطرح سؤال قد حير عقول الباحثين فى الماضى ولا يزال معضلة حتى وقتنا الحالى: هل يمكن القول بان البناء الضوئى هو عكس التنفس؟ تعرض بعض المراجع حتى الآن العمليتين من زاوية العلاقة العكسية بينهما.

$$CO_2 + 2H_2O \underset{\text{respiration التنفس}}{\overset{\text{photosynthesis البناء الضوئي}}{\rightleftharpoons}} (CH_2O) + O_2 + H_2O$$

عيب هذه النظرة هو تبسيطها الشديد لما يجرى فى العمليتين، بما يظهر النواتج الثانوية لكل من المنظومتين مع اهمال اساسياتهما.

يكمن المسار الرئيسى لاكسدة جزىء الجلوكوز أثناء عملية التنفس فى تفاعلات التسكر ودورة كربس Krebs cycle والاكسدة البيولوجية biological oxidation. لقد قدمت الدلائل على ان دورة كربس ربما ينعكس اتجاهها اثناء البناء الضوئى اى بمعنى ان تسير الدورة باتجاه اختزالى (49). وعلى سبيل المثال يعتبر الارتباط الاختزالى بين ثانى اوكسيد الكربون وحامض الالفا – حامض الكيتوجلوتارك α- ketoglutaric acid الى حامض الايزوسترك isocitric acid ذلك التفاعل الذى يفترض حدوثه فى البناء الضوئى، هو عكس التفاعل المؤكسد لانفصال ثانى اوكسيد الكربون عن حامض الايزوسترك بما يؤدى الى حامض الألفا – كيتوجلوتارك وهو ما يحدث فى علمية التنفس. اضف الى ذلك ان العالم اكوا Ockoa واخرين (50) قد اكتشفوا ان فك ارتباط حامض الماليك عن ثانى اوكسيد الكربون فى التفاعل المؤكسد بينهما بما يؤدى الى ظهور الحامض البيروفى وثانى اوكسيد الكربون وهو ما يمكن اعتباره عكس التفاعل المناظر فى التنفس. وبالفعل اذا استثنينا التفاعل الجارى على الجلوكوز والذى ينتج

الجلوكوز -6- الفوسفات نجد ان كل تفاعلات التنفس يمكن اعتبارها تفاعلات عكسية reversable. ان الاختزال الذى يحدث فى خلايا النبات لتحويل الـ 3- PGA الى فركتوز -1،6- ثنائى الفوسفات fructose-1,6- diphosphate فى البلاستيدات الخضراء المعزولة والمضاءة قد نفذه اكوا وفشنياك Vischniac (51) حيث علقت البلاستيدات الخضراء فى مزيج تفاعلى يحتوى على 3- PGA والـ ATP والـ NAD^+ وايونات المغنيسيوم Mg والانزيمات الضرورية.

وتتكون خطوات التفاعل المتسلسل كالتالى:

$$2NAD^+ + 2H_2O \xrightarrow{Light} 2NADH + 2H^+ + O_2$$

$$2(3\text{-}PGA) + 2ATP + 2ATP \overset{Mg^{+2}}{\rightleftharpoons} 2(1,3\text{-}PGA) + 2ADP$$

$$2(1,3\text{-}PGA) + 2NADH + 2H^+ \rightleftharpoons 2(3\text{-Phosphoglyceraldehyde} + 2NAD^+ + 2pH)$$

$$2(3\text{-phosphoglyceraldehyde}) \rightleftharpoons \text{Fructose-1,6-diphosphate}$$

لايمكن تكون فركتوز -1،6- ثنائى الفوسفات fructose -1,6- diphosphate دون اضاءة، لذا كانت الخطوة الاولى من التسلسل التفاعلى المشار اليه اعلاه هى الخطوة الوحيدة التى تحتاج الضوء. وكما هو واضح فأن اتجاه هذا التسلسل التفاعلى هو عكس ما يحدث فى التنفس تماماً. اضف الى ذلك ان اشتراك البلاستيدات الخضراء ووجود الضوء يشيران الى العلاقة المتعاكسة بين التنفس والبناء الضوئى. ان معالجة الكربون المشع ^{14}C بحامض الماليك وحامض الفيومارك fumaric acid اثناء حالة الاستقرار فى البناء الضوئى وذلك بالامداد بثانى اوكسيد الكربون المشع $^{14}Co_2$ قد اشار اليه كالفن Calvin وبسشام Bassham (16). لقد اقترحا احتمال تكون هذين الحامضين بواسطة اختزال حامض الاوكزالاستيك oxalacetric acid الذى ينتج عن ارتباط حامض الفوسفواينول بايروفك phosphoenolpyruvic بثانى اوكسيد الكربون.

على الرغم من ان الشواهد السابقة توحي بان البناء الضوئى هو عملية بسيطة عكسية بالنسبة للتنفس، الا انه قد تراكمت العديد من الشواهد التى تدحض هذه الفرضية. اذ كشفت التجارب المجراة على اوراق بعض النباتات الراقية ان دورة كربس تعمل فى كل من الظلام والضوء (36،46،47). وبهذا على الرغم من توافر الكثير من المعطيات والتى جمعت عن البناء الضوئى والتنفس لا يمكننا القطع باليقين بان البناء الضوئى هو عكس بسيط للتنفس.

قياس البناء الضوئى: Measurement of photosynthesis

تتطلب دراسة اى عملية طبيعية العثور على نظام قياس كمى quantitative system يمكن العالم من المقارنة بين عناصر العملية وعواملها، سواءً فى ظل الظروف الطبيعية ام الاصطناعية (المختبرية). فأذا ما اختير نظام لقياس معدل البناء الضوئى يمكن قياس تأثير احد العوامل الداخلة ضمن العملية. فعلى سبيل المثال يمكن تغيير كثافة الضوء وتثبيت العوامل الاخرى، بما يتيح للباحث معايرة تأثير الضوء على معدل البناء الضوئى rate of photosynthesis.

وفى غالب الاحيان يمكن بجانب قياس معدل البناء الضوئى قياس التبادل الغازى gas exchange. فأما ان تعاير كمية الاوكسجين المتولدة او كمية ثانى اوكسيد الكربون المستهلكة. نقدم فيما يلى اشهر طرق القياس المستخدمة فى البناء الضوئى.

عدد الفقاعات Bubble counting

ربما تكون ابسط طرق استعراض البناء الضوئى وانسبها لحجرة الدراسة والمختبر هى طريقة احصاء فقاعات الاوكسجين المتصاعدة فى نبات مغمور، وفى هذه التجربة يوضع نبات او جزء منه فى وعاء زجاجى يكون انبوبة اختبار فى العادة، ويحتوى على محلول بيكربونات الصوديوم أو البوتاسيوم sodium or potassium bicarbonate وتغمر انبوبة الاختبار فى حمام مائى ثابت الحرارة. ويعطينا احصاء عدد الفقاعات المتصاعدة فى النبات خلال فترة زمنية معينة

تقديراً تقريبياً لمعدل البناء الضوئى.

ومن هذه الطريقة يمكن للمرء قياس تأثير درجة الحرارة والضوء (كماً ونوعاً) على البناء الضوئى. فعلى سبيل المثال يمكن تغيير درجة حرارة الحمام مع تثبيت شدة الاستضاءة وذلك لقياس تأثير الحرارة على البناء الضوئى. اما اذا ما ثبتت درجة الحرارة فى الحمام كما ثبتت كثافة الضوء ايضاً مع تغيير طول موجته فيمكن دراسة تأثير نوعية الضوء. واخيراً يمكن قياس تأثير كمية الضوء على البناء الضوئى بتغيير شدة الضوء مع تثبيت درجة حرارة الحمام.

يستخدم فرع من نبات الألوديا Elodia (Anacharis canadensis) وهو نبات مائى، فى هذه التجربة يمكن الاطلاع على الوصف التفصيلى لمثل هذه التجربة فى غالبية كتب الاختبارات الفسيولوجية.

الطريقة المانومترية Manometric method

وتعتبر هذه الطريقة اكثر الطرق شيوعاً والماماً باساسيات الموضوع من بين تجارب البحث فى البناء الضوئى. وعلى الرغم من ان المصروفات الابتدائية على المعدات والتجهيزات تعتبر عالية، الا ان مجمل تجهيزاتها يتصف بالبساطة النسبية ويتيح القيام بقياسات دقيقة. ويستخدم فيها مانومترات فى جهاز يدعى جهاز واربرج Warburg apparatus وهو الاشيع بين العديد من الاجهزة المستنبطة فى هذا الشأن.

يعاير المانومتر اختلاف ضغط الغاز فى منظومة مغلقة. واذا ما حوفظ على حجم الغاز ثابتاً فى المانومتر مع تثبيت درجة حرارته يمكن قياس اى اختلاف فى ضغط الغاز تسببت فيه المادة الحية وذلك عن طريق ملاحظة ارتفاع سطح السائل او انخفاضه (يسمى السائل بسائل بروديه Brodieś solution) وذلك فى انبوبتى المانومتر المدرجتين. ويعتبر ارتفاع السائل او انخفاضه مؤشراً على اختلاف ضغط الغاز، وذلك بسبب تبادل انسجة واعضاء النبات تحت الاختبار للغازات. الموضح فى شكل (8-9) رسم تخطيطى لمانومتر واربرج.

ان قياس البناء الضوئى الحادث لمادة نباتية توضح فى قنينة واربرج (التبادل الغازى الذى يحدث خلال فترة ما) يسمى بالبناء الضوئى الظاهر apparent photosynthesis. وللحصول على قياس للبناء الضوئى الفعلى true photosynthesis يجب عمل ترتيبات منفصلة لقياس التبادل الغازى الحادث فى التنفس. ان بعض الاوكسجين المتولد فى البناء الضوئى يستهلك فى عملية التنفس، كما وان بعضاً من ثانى اوكسيد الكربون المتصاعد فى عملية التنفس يستهلك فى البناء الضوئى. وعموماً سوف يتمكن الباحث من قياس تنفس عينة مناظرة تماماً وذلك فى الظلام. ومن الواضح تماماً ان معدل البناء الضوئى الظاهر هو اقل من معدل البناء الضوئى الفعلى وذلك بمقدار ثانى اوكسيد الكربون المتصاعد من التنفس.

قياس امتصاص ثاني اوكسيد الكربون Uptake of CO_2 Measured

كان باحثوا فسيولوجيا النبات يقيسون امتصاص ثانى اوكسيد الكربون فى السابق بواسطة تمرير تيار من الهواء على نبات فى وعاء مغلق ومن ثم يخرجون عينة من الهواء (المستعمل) عن طريق فقاقيع تمر فى محلول قلوى alkaline solution. سوف تكشف عملية تسحيح المحلول القلوى عن كمية ثانى اوكسيد الكربون الذى اذابها المحلول. يمكن مقارنة النتيجة ومن ثم حساب كمية ثانى اوكسيد الكربون الذى استهلكها النبات.

ولكن سرعان ما اصبحت هذه العملية عتيقة لا يعتد بها بعد اكتشاف طريقة احدث تسمىٰ بطريقة امتصاص ثانى اوكسيد الكربون للاشعة تحت الحمراء infrared absorption. وتتميز هذه الطريقة بانتفاعها بقابلية ثانى اوكسيد الكربون لامتصاص اطوال موجات معينة من الاشعة تحت الحمراء. سوف تقل كثافة الامتصاص الحزمى بانخفاض نسبة تركيز ثانى اوكسيد الكربون فى الهواء. كما تتميز هذه الطريقة ايضاً بأنها تعطى تسجيلاً وقتياً لنسبة تركيز ثانى اوكسيد الكربون فى تيار من هواء يمر فوق نبات محفوظ فى وعاء مغلق.

Uptake of $^{14}CO_2$ Measured $^{14}Co_2$ قياس امتصاص ثانى اوكسيد الكربون المشع

على الرغم من ان ثانى اوكسيد الكربون المشع قد استخدم فى الاساس لتمييز المركبات المشاركة فى البناء الضوئى الا ان هذا الغاز يمكـن استخدامـه لقيـاس معدل حدوث البناء الضوئى. سوف يعطينا قياس انخفاض اشعاعية العينة المقدمة من ثانـى اوكسيـد الكربـون الـمشع $^{14}CO_2$ خلال مدة معينـة توصيفـاً دقيقـاً للغايـة لمعـدل البنـاء الضوئـى. كمـا وان كميـة ثانـى اوكسيـد الكاربـون الــمشع $^{14}CO_2$ المستهلكة يمكن قياسها مباشرة للـكشف عن اشعاعيتهـا وذلك بتحليـل المـادة النباتية المستخدمة.

REFERENCES

1. Allen, M., D. Arnon, J. Capindale, F. Whatley, and L. Durham. 1955. Photosynthesis by isolated chloroplasts. III. Evidence for complete photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 77:4149.
2. Arnon, D. 1951. Extracellular photosynthetic reactions. *Nature* 167:1008.
3. Arnon, D. 1967. Photosynthetic phosphorylation: facts and concepts. In T. W. Goodwin, ed., *Biochemistry of chloroplasts*. New York: Academic Press.
4. Arnon, D., M. Allen, and F. Whatley. 1954. Photosynthesis by isolated chloroplasts. *Nature* 174:394.
5. Arnon, D., F. Whatley, and M. Allen. 1954. Photosynthesis by isolated chloroplasts. II. Photosynthetic phosphorylation, the conversion of light into phosphate bond energy. *J. Am. Chem. Soc.* 76:6324.
6. Arnon, D., F. Whatley, and M. Allen. 1957. Triphosphopyridine nucleotide as a catalyst of photosynthetic phosphorylation. *Nature* 180:182.
7. Bachofen, R., and D. I. Arnon. 1966. Crystalline ferredoxin from the photosynthetic bacterium *Chromatium Biochim. Biophys. Acta* 120:259.
8. Baeyer, A. 1870. Über die Wasserentziehung und ihre Bedeutung für das Pflanzenleben und die Gährung. *Ber. dtsch. chem. Ges.* 3:63.
9. Barr, R., and F. L. Crane. 1967. Comparative studies on plastoquinones. III. Distribution of plastoquinones in higher plants. *Plant Physiol.* 42:1255.
10. Bassham, J., A. Benson, L. Kay, A. Harris, A. Wilson, and M. Calvin. 1954. The path of carbon in photosynthesis. XXI. The cyclic regeneration of carbon dioxide acceptor. *J. Am. Chem. Soc.* 76:1760.
11. Bassham, J., and M. Calvin. 1957. *The path of carbon in photosynthesis*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
12. Bradley, D., and M. Calvin. 1955. The effect of thioctic acid on the quantum efficiency of the Hill reaction in intermittent light. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 41:563.
13. Butler, W. L. 1966. Spectral characteristics of chlorophyll in green plants. In L. P. Vernon and G. R. Seely, eds., *The chlorophylls*. New York: Academic Press.

14. Calvin, M. 1956. The photosynthetic carbon cycle. *J. Am. Chem. Soc.* 78:1895.
15. Calvin, M. 1959. From microstructure to macrostructure and function in the photochemical apparatus. In *The photochemical apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:160.
16. Calvin, M., and J. Bassham. 1962. *The photosynthesis of carbon compounds.* New York: W. A. Benjamin, Inc.
17. Clayton, R. K. 1965. *Molecular physics in photosynthesis.* New York: Blaisdell Publishing Company.
18. Clayton, R. K. 1966. Physical processes involving chlorophylls *in vivo.* In L. P. Vernon and G. R. Seely, eds., *The chlorophylls.* New York: Academic Press.
19. Commoner, B. 1961. Electron spin resonance studies of photosynthetic systems. In W. D. McElroy and B. Glass, eds., *Light and life.* Baltimore, Md.: Johns Hopkins Press.
20. Commoner, B., J. Heise, B. Lippincott, R. Norberg, J. Passoneau, and J. Townsend. 1957. Biological activity of free radicals. *Science* 126:57.
21. Commoner, B., J. Heise, and J. Townsend. 1956. Light-induced paramagnetism in chloroplasts. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 42:710.
22. Commoner, B., J. Townsend, and G. Pake. 1954. Free radicals in biological materials. *Nature* 174:689.
23. Dilly, R. A., M. D. Henniger, and F. L. Crane. 1963. Natl. Acad. Sci.—Natl. Res. Council, Publ. 1145:273
24. French, C. S. 1960. The chlorophylls *in vivo* and *in vitro.* In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 5: Part 1, 252. Berlin: Springer.
25. Gibbs, M., and O. Kandler. 1957. Asymmetric distribution of ^{14}C in sugars formed during photosynthesis. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 43:446.
26. Govindjee, and E. Rabinowitch. 1960. Two forms of chlorophyll a *in vivo* with two distinct photochemical functions. *Science* 132:355.
27. Grant, B. R., and F. R. Whatley. 1967. Some factors affecting the onset of cyclic photophosphorylation. In T. W. Goodwin, ed., *Biochemistry of chloroplasts.* New York: Academic Press.
28. Hassid, W., R. McCready, and R. Rosenfels. 1940. Determination of starch in plants. *Ind. Eng. Chem.* 12:142.
29. Hatch, M. D., and C. R. Slack. 1966. Photosynthesis by sugarcane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem. J.* 101:103.
30. Hatch, M. D., C. R. Slack, and H. S. Johnson. 1967. Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugarcane and its occurrence in other plant species. *Biochem. J.* 102:417.
31. Haxo, F. T., and L. R. Blinks, 1950. Photosynthetic action spectra of marine algae. *J. Gen. Physiol.* 33:389.
32. Hill, R., and D. S. Bendall. 1967. Oxidation-reduction potentials in relation to components of the chloroplast. In T. W. Goodwin, ed., *Biochemistry of chloroplasts.* New York: Academic Press.
33. Hill, R., and R. Scarisbrick. 1951. The haematin compounds of leaves. *New Phytol.* 5:98.
34. Homann, P. H. 1967. Studies on the manganese of the chloroplast. *Plant Physiol.* 42:997.
35. Horio, T., and A. San Pietro. 1964. Action spectrum for ferricyanide photoreduction and redox potential for chlorophyll 683. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 51:1226.

36. Jolchine, G. 1956. Les acides organiques des feuilles de *Bryophyllum Daigremontianum* Berger. *Bull. Soc. Chim. Biol.* 38:481.
37. Jones, L. W., and J. Myers. 1964. Enhancement in the blue-green alga, *Anacystis nidulans*. *Plant Physiol.* 39:938.
38. Kandler, O., and M. Gibbs. 1956. A symmetric distribution of C^{14} in the glucose phosphates formed during photosynthesis. *Plant Physiol.* 31:411.
39. Katz, E. 1949. Chlorophyll fluorescence as an energy flowmeter for photosynthesis. In J. Franck and W. Loomis, eds., *Photosynthesis in plants*. Ames, Iowa: Iowa State College Press.
40. Kok, B. 1961. Partial purification and determination of oxidation reduction potential of the photosynthetic chlorophyll complex absorbing at 700 mμ. *Biochim. Biophys. Acta* 48:527.
41. Kok, B. 1967. Photosynthesis—physical aspects. In A. San Pietro, F. A. Greer, and T. J. Army, eds., *Harvesting the sun: photosynthesis in plant life*. New York: Academic Press.
42. Kortschak, H. P., C. E. Hartt, and G. O. Burr. 1965. Carbon dioxide fixation in sugarcane leaves. *Plant Physiol.* 40:209.
43. Lichtenthaler, H. K., and R. B. Park. 1963. Chemical composition of chloroplast lamellae from spinach. *Nature* 198:1070.
44. Lundegårdh, H. 1968. The systems I, II, and III in the photosynthetic cycle of electron transfer. *Physiol. Plant.* 21:148.
45. Michaelis, L. 1946. Fundamentals of oxidation and reduction. In D. Green ed., *Currents in biochemical research*. New York: Interscience Publishers.
46. Moyse, A., and G. Jolchine. 1955. L'action de la lumière sur la β-carboxylation et les oxydations dans les feuilles de Bryophyllum. *Bull. Soc. Chim. Biol.* 39:725.
47. Moyse, A., and G. Jolchine. 1956. Les variations quantitatives des acides organiques des feuilles de Bryophyllum à l'obscuritè et à la lumière en fonction de la tension partielle de l'oxygène. *Bull. Soc. Chim. Biol.* 38:761.
48. Myers, J., and C. S. French. 1960. Relationship between time course, chromatic transient, and enhancement phenomena of photosynthesis. *Plant Physiol.* 35:963.
49. Ochoa, S. 1946. Enzymatic mechanisms of carbon dioxide assimilation. In D. Green, ed., *Currents in biochemical research*. New York: Interscience Publishers.
50. Ochoa, S., A. Mehler, and A. Kornberg. 1948. Biosynthesis of dicarboxylic acids by carbon dioxide fixation. I. Isolation and properties of an enzyme from pigeon liver catalyzing the reversible oxidative decarboxylation of *l*-malic acid. *J. Biol. Chem.* 174:979.
51. Ochoa, S., and W. Vishniac. 1952. Carboxylation reactions and photosynthesis. *Science*. 115:297.
52. Paechnatz, G. 1938. Zur Frage der Assimilation von Formaldehyd durch die grüne Pflanze. *Z. Botan.* 32:161.
53. Park, R. B., and J. Biggins. 1964. Quantasome: size and composition. *Science* 144:1009.
54. Ruben, S., W. Hassid, and M. Kamen. 1939. Radioactive carbon in the study of photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 61:661.
55. Ruben, S., and M. Kamen. 1940. Photosynthesis with radioactive carbon. IV. Molecular weight of the intermediate products and a tentative theory of photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 62:3451.

56. Ruben, S., and M. D. Kamen. 1940. Radioactive carbon in the study of respiration in heterotrophic systems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 26:418.
57. San Pietro, A. 1967. Electron transport in chloroplasts. In A. San Pietro, F. A. Greer, and T. J. Army, eds., *Harvesting the sun: photosynthesis in plant life.* New York: Academic Press.
58. San Pietro, A., and H. M. Lang. 1958. Photosynthetic pyridine nucleotide reductase. I. Partial purification and properties of the enzyme from spinach. *J. Biol. Chem.* 231:211.
59. Selwood, P. W. 1956. *Magnetochemistry.* New York: Interscience Publishers.
60. Shin, M., and D. I. Arnon. 1965. Enzymic mechanisms of pyridine nucleotide reduction in chloroplasts. *J. Biol. Chem.* 240:1405.
61. Shin, M., K. Tagawa, and D. I. Arnon. 1963. Crystallization of ferredoxin-TPN reductase and its role in the photosynthetic apparatus of chloroplasts. *Biochem. Z.* 338:84.
62. Slack, C. R., and M. D. Hatch. 1967. Comparative studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. *Biochem. J.* 103:660.
63. Stiller, M. 1962. The path of carbon in photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:151.
64. Szent-Gyorgyi, A. 1941. The study of energy-levels in biochemistry. *Nature* 148:157.
65. Tagawa, K., and D. I. Arnon. 1962. Ferredoxin as electron carrier in photosynthesis and in the biological production and consumption of hydrogen gas. *Nature* 195:537.
66. Van Niel, C. B. 1941. The bacterial photosyntheses and their importance for the general problem of photosynthesis. *Adv. Enzymol.* 1:263-328.
67. Van Niel, C. B. 1962. The present status of the comparative study of photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:1-26.
68. Vernon, L. P. 1967. The photosynthetic apparatus in bacteria. In A. San Pietro, F. A. Green, and T. J. Army, eds., *Harvesting the sun: photosynthesis in plant life.* New York: Academic Press.
69. Vernon, L. P., and B. Ke. 1966. Photochemistry of chlorophyll in vivo. In L. P. Vernon and G. R. Seely, eds., *The chlorophylls.* New York: Academic Press.
70. Warburg, O. 1958. Photosynthesis. *Science* 128:68.
71. Warburg, O., H. Klotzech, and G. Krippahl. 1957. Über das Verhalten einiger Aminosäuren in Chlorella bei Zusatz von markierter Kohlensäure. *Z. Naturf.* 126:481.
72. Whatley, F. R., K. Tagawa, and D. I. Arnon. 1963. Separation of the light and dark reactions in electron transfer during photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 49:266.
73. Yocum, C. F., and A. San Pietro. 1969. Ferredoxin reducing substance from spinach. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 36:614.
74. Zelitch, I. 1965. The relation of glycolic acid synthesis to the primary photosynthetic carboxylation reaction in leaves. *J. Biol. Chem.* 240:1869.

الفصل الثانى عشر

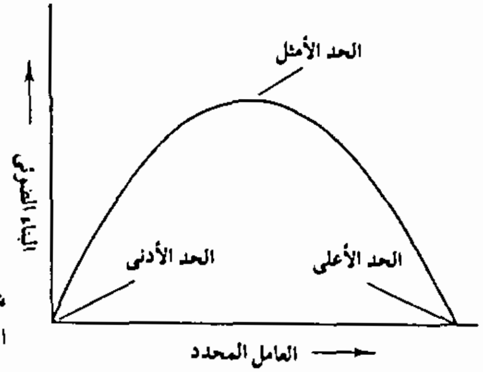
العوامل المؤثرة فى معدل البناء الضوئى
Factors affecting the rate of photosynthesis

مـقـدمـة Introduction

يتأثر البناء الضوئى بوصفه عملية فيزيائية - كيميائية بالظروف السائدة فى الجو المحيط به. وعلينا ان نقول ان الجانب الكيميائى فى عملية البناء الضوئى يجرى فى حدود ضيقة مما تسمح به الأنزيمات المؤثرة فيه. أما الجانب الفيزيائى من البناء الضوئى فرغماً عن انه لايتطلب تلك الدقة الكبيرة التى يتم بها الجانب الكيميائى بوصفه جزءاً قائماً بذاته فأن الجانب الفيزيائى يسرى فى حدود قد حددت بفعل الجانب الكيميائى من العملية ككل اذا ماكان لها ان تتم (ونقصد هنا اتمام اختزال غاز ثانى اوكسيد الكربون إلى مستوى الكربوهيدرات). سوف نناقش في مواد هذا الفصل بتوسع ما تأثير بعض العوامل على معدل حدوث البناء الضوئى.

العوامل المحددة: Limiting factors

ربما كانت المحاولة الأولى الجادة لمناقشة اعتمادية البناء الضوئى على العوامل الخارجية قد جائت عن طريق دارسى مفهوم النقاط الرئيسية الثلاثة وهى نظرية قد وضعها العالم ساكس Sachs 1860 . وبناء على هذا المفهوم يقال ان لكل من العوامل الداخلة فى البناء الضوئى حد ادنى Minimum وحد امثـل Optimum وحـد اقصى Maximum . وعلى سبيل المثال فهناك لكل نوع من انواع النباتات درجة حرارة دنيا لا يتم البناء الضوئى تحتها ودرجة حرارة مثلى تصل فيها العملية إلى معدلها الأقصى وهناك درجة حرارة قصوى التى لايتم البناء الضوئى اعلى من هذه الدرجة. وهذا العلاقات قد وضحت برسم بيانى فى شكل (12-1).



شكل 12-1 : رسم بياني يوضح النقاط الرئيسية الثلاث فى البناء الضوئى.

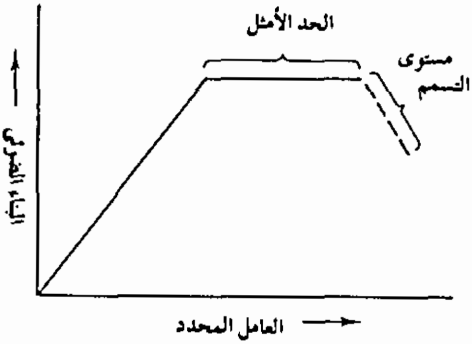
ومع ذلك فلقد واجه مطبقوا هذه النظرية تأرجحاً فى الدرجة المثلى. فلربما وجد احد العلماء ان درجة التركيز المثلى لثانى اوكسيد الكربون تتغير من تجربة إلى اخرى وقد فاته ان التجربة الثانية ربما كانت قد جرت تحت ظروف مغايرة بالنسبة للضوء ودرجة الحرارة. ومن الواضح ان العوامل الخارجية المؤثرة فى البناء الضوئى لا يمكن معاملتها كلاً على حدة ولكن يجب معاملتها بالإرتباط بين بعضها البعض.

ولقد بقت الأمور على ما كانت عليه حتى بداية القرن العشرين عندما اقترح العالم بلاكمان Blackman مبدأ العوامل المحددة Principle of limiting factors. ويرجع اصل هذه النظرية إلى عشرين سنة قبل وضع مفهوم المبادىء الرئيسية الثلاثة. وما مبدأ العوامل المحددة الذى وضعه بلاكمان الا تطوير لقانون النهاية الدنيا Law of the minimum الذى وضعه ليبج Liebig ذلك القانون الذى يقرر ان معدل العملية التى يتحكم فيها عدة عوامل لا يتجاوز فى سرعته لسرعة أدنى معدل من بين هذه العوامل.

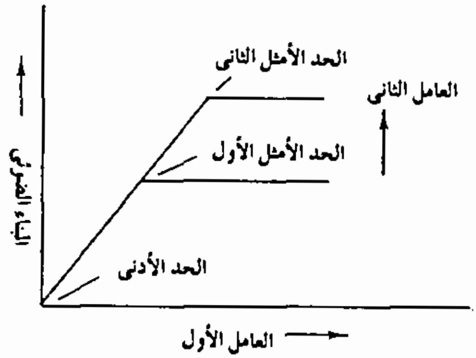
ولقد ادعى بلاكمان انه اذا ما اخذ بنظر الاعتبار احد العوامل المؤثرة فى عملية البناء الضوئى وثبتت العوامل الأخرى فأن هذا العامل المعتبر سوف يؤثر فى معدل حدوث البناء الضوئى حيث يبدأ بحد ادنى لاتتم العملية دونه وينتهى بمعدل امثل يثبت عنده معدل حدوث العملية رغماً عن زيادة الحادثة فى هذا العامل وعند هذه النقطة يأخذ مفعول عامل آخر بأن يصبح هو العامل المحدد. ولقد تعرف بلاكمان على انه عند التعامل مع مادة بيولوجية تعتبر الحدود الدنيا

والقصوى لعامل ما ذات تأثير ضار (مثالاً على ذلك فساد البروتين بفعل التجمد) ومن هذا المفهوم يمكن تفسير ان مواصلة زيادة العامل المراقب بعد بلوغه اعلى نقطة، عند حده الأمثل، سوف تأخذ فى الانحدار مرة اخرى، اى ان معدل البناء الضوئى يقل تدريجياً حتى يتلاشى بالنسبة للقياس تقريباً. يظهر الشكل (2-12) هذه العلاقات. والان اذا ما أخذنا فى زيادة مفعول احد العوامل المؤثرة الاخرى التى كانت ثابتة، سوف نصل الى معدل امثل اعلى بالنسبة لتأثير العامل الاول. وسوف تتواصل الزيادة فى المعدل الامثل للعامل الاول بفعل زيادة تأثير العامل الثانى حتى نصل الى ان يصبح عامل ثالث هو العامل المحدد وهلم جرا. وهكذا يمكن التوصل الى عدة مستويات يكون معدل البناء الضوئى فيها اعلى من غيره مع ثبات العوامل الأخرى. وبهذه الكيفية يمكن مواصلة معدل حدوث البناء الضوئى بفعل تغير الظروف التى تتواجد بها عدة عوامل خارجية. المبين فى شكل (3-12) بعض هذه العلاقات حدد فيها تغيير عاملين فقط.

ولقد اصر بلاكمان على ربط الخصائص الدقيقة للمنظومة الفيزيائية بخصائص المواد البيولوجية. ويقول اخر فأن معدل البناء الضوئى يجب ان يزداد بالتناسب الطردى مع الزيادة الحادثة فى العامل المحدد. كما يجب ان تكون هناك منطقة انقطاع حادة فى المنحنى وكذلك تكون مستوى ثابت المعدل



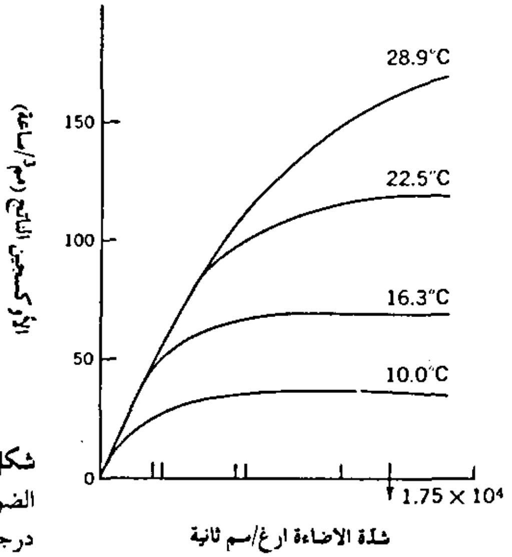
شكل 2-12 : تمثيل بياني لمبدأ بلاكمان للعوامل المحددة. أخذ فى الاعتبار تغيير عامل واحد، بينما ثبتت العوامل الأخرى.



شكل 3-12 : تمثيل بيانى لمبدأ بلاكمان للعوامل المحددة. أخذ فى الاعتبار تغيير عاملين، بينما ثبتت العوامل الأخرى.

بالذات عند النقطة التى يصبح فيها عامل آخر محدداً. الا انه عند التطبيق قد تم الكشف من قبل الكثيرين من الباحثين عن وجود انحناء يؤدى الى هذا السطح ثابت المعدل بدلاً من وجود نقطة الانكسار هذه. وفى الكثير من الحالات ظهرت علاقة تناسبية بين المعدل وبين الكمية المتواجد بها العامل المحدد وذلك عند نسب تركيز للعامل المحدد اقل من النسب المثلى. ولكن عند نسب التركيز الاعلى اختفت هذه العلاقة التناسبية، انظر شكل (4-12).

وبناء على هذا فسرعان ماظهر النقد الموجه الى مبدأ بلاكمان حول العوامل المحددة وذلك ضد مدخلها الكمى الدقيق. فلقد كشفت اعادة تفسير التجارب المعملية التى سبقت بلاكمان وحتى تجاربه هو ايضاً ان المعطيات المتجمعة من التجارب لاتتمشى تماماً مع المنحنيات الموضحة فى الشكل (3-12). الا انه كان هناك بعض الباحثين الذين بدا ان معطياتهم تتفق الى حد كبير مع المنحنيات التى رسمها بلاكمان. مما ادى الى اقتراح ان مبدأ بلاكمان محق تماماً فى ظل الظروف المثلى (27). غير انه بعد ان يقوم المرء بدراسة منظومة حية بمستواها الجزيئى Molecular او الادنى من الجزيئى Submolecular ليصعب بعد ذلك القول بان عملية لها تعقيد البناء الضوئى كان من الممكن ان تسير بالدقة



شكل 4-12 : تأثير زيادة شدّة الضوء على معدّل البناء الضوئى الحادث فى الكلوريللا chlorella مع تغيير درجة الحرارة.

المتناهية التى طالبنا ان يعتقد بها بلاكمان واتباعه. بيد ان الانجاز الحقيقى الذى توصل اليه بلاكمان هو اكتشافه ان تأثير العوامل الخارجية على معدل البناء الضوئى يمكن قياسه لكل عامل على حدة فى حدود محددة. وبهذه الطريقة يمكن قياس تأثير كل من هذه العوامل.

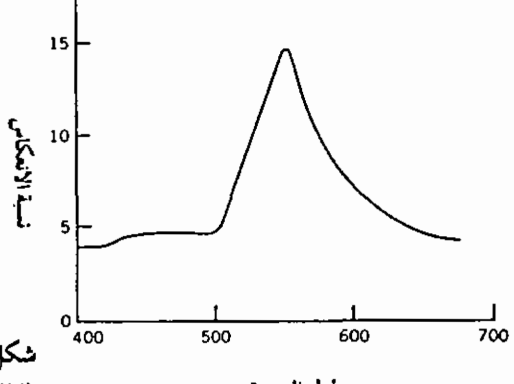
الضــوء Light

يجب ان تتوفر فى دراسة تأثير الضوء على معدل وكمية البناء الضوئى العوامل المؤثرة التالية: الضوء المنعكس Reflected والضوء الممتص والضوء النافذ Transmitted وكثافته ونوعيته ومدى توفر الضوء ومدة تأثيره؛ وكذلك واخيراً التأثيرات الهادمة من جانب الضوء. ومن الاعتبار الاول يجب ان نحدد اى كمية من الضوء «النافع useful» (الضوء الممتص) متوفرة للنبات وبقول آخر أى جزء من الضوء المتاح تستطيع الصبغات الموجودة فى النوع المعطى من النبات يستطيع ان يمتصها. وعلينا ايضاً ان نعرف بعض الشيىء عن عضو النبات الاكثر مسؤولية بالنسبة لتلقى الضوء. علينا هنا ان ندرك ان الورقة هى بالطبع ذلك العضو. ان كل من عكفوا على رعاية النباتات يعرفون ان اوراق النبات ترتب نفسها بطريقة بحيث تتلقى هذه الاوراق اكبر كمية متاحة من الضوء. وعلاوة على ذلك فإن تشريح الورقة وهى العضو الاساسى للبناء الضوئى تستطيع بنوع خاص ان تتأقلم بحيث توائم الامتصاص الفعال للضوء واجراء البناء الضوئى.

وكما ذكرنا آنفاً فإن النبات قادر على استغلال كمية بسيطة جداً من الاشعاعات الكهرومغناطيسية Electromagnetic radiation الساقطة على الورقة. وسوف نتحدث الآن عن كمية الاشعاعات الممتصة بواسطة المركب الصبغى الموجود فى الورقة. اذ تتمتع كل صبغة منها بطيف امتصاص خاص بها، ويمثّل هذا الطيف فى العادة بواسطة منحنى يوضح كمية الضوء الممتصة عند كل طول موجة له. واذا ماتفحصنا أطياف الامتصاص الخاصة بغالبية صبغات الورقة [وهى كلوروفيل a و b (Chlorophyll a and b) وكذلك بيتا كاروتين β-carotene]

لاستطعنا أن نرى بوضوح سبب اكتساب غالبية الأوراق للون الأخضر. فأنواع الكلوروفيل تمتص الاشعاعات بشدة فى منطقتى الازرق والاحمر من الطيف (انظر الشكل 10-3)، اما البيتا كاروتين β-carotene فيمتص اكبر امتصاص فى المنطقة الزرقاء (انظر الشكل 10-4). ان غالبية الضوء المنعكسة هى فى الواقع فى المنطقة الخضراء وبذلك تكتسب الورقة لونها الأخضر (انظر الشكل 12-5).

لقد اثبتت الدراسات التى اجراها كل من بلينك وموريس Billings and Moris (3) على كمية الضوء المنعكسة عن ورقة نبات الجيرانيوم قد أوضحت أن أعلى انعكاس قد ظهر عند طول موجة 550 ملليميكرون (550 mμ)، وعند طول الموجة هذا قد انعكس حوالى 15% من الضوء الساقط. كما وان ارتفاعاً حاداً فى نسبة انعكاس الضوء لوحظ ايضاً عند موجة طولها 675 ملليميكرون وتصل الى معدل ثابت عند طول موجة 725 ملليميكرون. ان حوالى 50% من الضوء الساقط قد انعكس عند طول الموجة هذه. وعلى وجه العموم فلقد وجد ان خواص الانعكاس لغالبية الأوراق الخضراء تكون متساوية الى حد ما. ومع ذلك فأن كمية الضوء المنعكسة تتأثر بفعل البيئة المحيطة بالورقة وكذلك بخواص سطحها. وعلى سبيل المثال وجد ان اعلى انعكاس للورقة (الى حد ما يصل الى 26.6% عند طول موجة 550 ملليميكرون)، هو فى البيئة المحيطة حيث تكون شدة الاستضاءة عالية (كالمناطق الصحراوية). وعلاوة على ذلك فأن الشعر



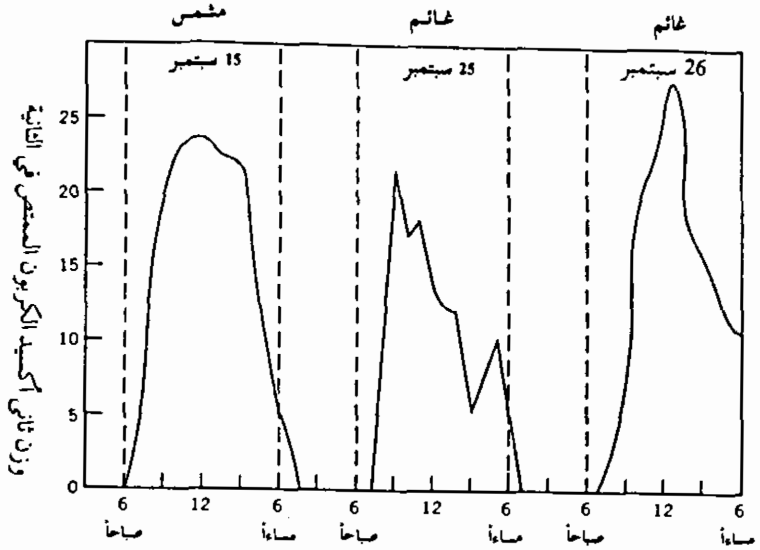
شكل 12-5: نسبة إنعكاس الأشعة من أوراق نبات الليلك Syringa vulgaris (lilac).

النامى على سطح الورقة سوف يزيد من مزاياها الانعكاسية (27). كما وان لمعان سطح الورقة او على العكس انطفاءه يمكن أن يؤثرا فى الخصائص الانعكاسية للورقة.

وكما يتوقع المرء فإن أعلى نسبة امتصاص تكون فى الأوراق الأكثر سماكة. كما تتمتع أيضاً وبالطبع بنسب مئوية أقل من اختراق الضوء لها transmitted light (اى الضوء الذى يخترق الورقة بالكامل)، بالمقارنة بتلك الأوراق الأقل سماكة. ان الورقة الخضراء المتوسطة سوف يخترقها مالا يزيد عن 10% من الضوء الساقط وذلك من نوع الضوء الأبيض الخالى من الاشعة تحت الحمراء (31, 30, 25). ان أوراق النبات على وجه العموم تعتبر شفافة تقريباً من ناحية الاشعة تحت الحمراء infrared والاشعاعات الحمراء البعيدة far red (27). ويترتب على ذلك ان وجد الباحثون ان الورقة المتوسطة يعبر من خلالها مايترواح بين 25-35% من ضوء الشمس الساقط عليها ذلك الضوء الذى يحتوى على نسبة من الاشعة تحت الحمراء.

شدة الضوء Light intensity: يمكن استعراض علاقة مباشرة بين شدة الضوء ومعدل حدوث البناء الضوئى، وذلك تحت شرط ألا يكون أى من العوامل الاخرى محدداً. فأذا ماقورن على الرسم البيانى معدل البناء الضوئى بالنسبة لتغير شدة الضوء يظهر ان هناك علاقة مباشرة توجد عند شدة الضوء الاقل. وحتى اذا مازيدت شدة الضوء فأن معدل البناء الضوئى سوف ينحدر وذلك بسبب وجود عامل محدد آخر أو بسبب التأثيرات المدمرة الناتجة عن شدة الضوء العالية. كما وأنه ربما نكون قد وصلنا الى نقطة تشبع، حيث يثبت عندها معدل البناء الضوئى. يوضح الشكل 4-12 العلاقة الرابطة بين معدل البناء الضوئى وشدة الضوء عند درجات حرارة مختلفة.

تجرىٰ غالبية القياسات لمعدل حدوث البناء الضوئى تحت درجات مختلفة من شدة الضوء فى ظروف معملية متحكم بها. وعندما تدرس هذه العلاقات فى ظل الظروف الحقلية وتحت الشروط الطبيعية يجب ان يأخذ العديد من المتغيرات فى الاعتبار. فعلى سبيل المثال تكون نسبة تركيز ثانى اوكسيد



شكل 12-6: تمثيل ثانى أكسيد الكربون فى نبات البرسيم الحجازى (الفا الفا) أخذت القراءات فى ثلاثة أيام: يوم 15 سبتمبر كان مشمساً بلاغيوم، بينما كان يوم 25 و26 سبتمبر غير مشمسين وغطت السحب السماء.

الكربون فى الجو فى الايام المشمسة الساطعة هى فى العادة العامل المحدد وليس شدة الضوء. ومع ذلك ففى الايام المغيمة ربما يصبح الضوء هو العامل المحدد (انظر الشكل 12-6).

وهناك متغير آخر يجب اخذه فى الاعتبار وهو تأثير ظل احد انواع النباتات على نوع آخر بل وربما تأثير ظل الاوراق الخارجية على الاخرى الداخلية لشجرة ما. وكما سبق وأن أشرنا فأن الأوراق تكون شفافة تقريباً بالنسبة للاشعة تحت الحمراء، وبناء على ذلك فهى تسمح لنباتات حشائش الغابات والنباتات القصيرة بان تتحصل على كمية من الضوء، تتمتع بغنى كبير جداً بالنسبة للموجات الأطول. كما وانه بالطبع فأن شدة الضوء التى تصل إلى أرضية الغابات تقل كثيراً، وبالتالى يصبح الضوء هو العامل المحدد فى ظل هذه الظروف.

لقد درس العالمان هنسكى Heincke وجلدر Childers (11) معدل حدوث البناء الضوئى فى شجرة تفاح فى ظل ظروف طبيعية. ولقد وجدا من دراستهما

ان المعدل يزداد تدريجياً مع ازدياد شدة الضوء حتى الى مايقارب ضوء الشمس الكامل حتى وان كانت شدة الضوء في نقطة التشبع أقل كثيراً في الورقة الواحدة المعرضة لذلك للضوء. وعلى سبيل المثال فأن حوالى مايقرب من ربع ضوء الشمس الكامل في الصيف (من 2500 - 3000 .ft-c) هو كل المطلوب لحدوث الدرجة القصوى للبناء الضوئي في ورقة واحدة من نبات الذرة المعرضة لأشعة الشمس (39). وبدون شك فإن إحتياج شجرة كاملة من شدة الضوء يكون أعلى من الورقة المنفردة للحصول على الحد الأقصى من البناء الضوئى، وذلك بسبب حصول الأوراق الداخلية للشجرة على استضاءة جزئية Partial illumination.

تتغير شدد الاضاءة المثلى كثيراً مع تغير أنواع النباتات. فبعض النباتات تنمو بصورة طبيعية في الظل، بينما تنمو الأنواع الأخرى بصورة أفضل تحت أشعة الشمس المباشرة. لقد وصف بورمان Bormann وضعاً يدعو للاهتمام (5)، وهو مايتعلق ببادرات احد انواع الصنوبر Pinus taeda، وتأقلمها مع الظلال. فعلى مايبدو أن البادرات الحديثة من هذا النوع تتكيف مع ظروف الظل عند استنباتها تحت أوراق أشجار اكبر عمراً، بينما لا تستطيع البادرات الأكبر عمراً التأقلم مع الأشجار الفتية، وسرعان ماتفقد القدرة على مواصلة الحياة. وربما كان من الأفضل لو أتبع بورمان ملاحظاته بهذا الشأن بدراسة الأسباب الفسيولوجية لهذه الظاهرة (والسبب حسب مانرى يكمن في وجود البلاستيدات الخضراء بكمية اكثر وارتفاع كفاءة عملها...الخ).

الأكسدة الضوئية Photooxidation: عندما تزاد شدّة الضوء الساقط على أحد الأعضاء المختصة بالبناء الضوئي الى حد أعلى من شدة معينة، تصبح خلايا هذا العضو معرضة للأكسدة الضوئية، ويكون الكلوروفيل عاملاً مساعداً فيها. وبالنتيجة، يتهيج Excited عدد اكبر بكثر من جزيئات الكلوروفيل، من العدد الكافي للانتفاع به في عملية البناء الضوئي، مما يسبب حدوث تأثيرات جانبية مدمرة. وتكتسب الاكسدة الضوئية حدة خاصة في ظروف وجود الاوكسجين

(13, 33, 42)، مما يسبب إبيضاض Bleaching الكلوروفيل وخمول بعض الانزيمات الهامة. وربما تكون من أوائل الانزيمات المتأثرة بالاكسدة الضوئية، الانزيمات المشاركة فى عملية تخليق البروتين Protein synthesis، حسب ملاحظات الباحث توماس Thomas (36) - اضمحلال معدل تخليق البروتين وإزدياد تخليق الكربوهيدرات فى ظل ظروف الشدد الضوئية العالية.

وبجانب تأثير الاوكسجين، تتأثر كمية الاكسدة الضوئية الحادثة بوجود الكاروتينيات Carotenoids أو غيابها، وبنسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون. وكما سبق وأشرنا، تعتبر الكاروتينيات عامل وقائى مضاد لوقوع الاكسدة الضوئية. وخلاصة فكرة قيام الكاروتينيات بمنع حدوث الاكسدة (إذ تتفاعل مع الاوكسجين وخصوصاً المنشط) قد استلهمها الباحثون من قبل (9). ومع تواجد نسب عالية من تركيزات ثانى اكسيد الكربون، لايقع استهلاك الاوكسجين بفعل الاكسدة الضوئية إلاّ مع توفر الشدد الضوئية الأعلى. وبهذا يقل التأثير الوقائى ضد الاكسدة مع انخفاض نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون (12).

طول الفترة الضوئية Duration of light period : يكون منطقيا تماما توقع حدوث زيادة فى البناء الضوئى بزيادة مدة تعريض النبات للضوء. فلقد اثبتت التجارب التى أجراها الباحث غيسنر Gessner (10) على نبات الايلوديا Elodea وقوع البناء الضوئى باستمرار وبدون انقطاع فى مدة ستة أيام على الأقل بتغير فى معدله لايزيد عن 25%. ولقد اجريت دراسات على تأثير إطالة مدة تعرض النباتات للضوء على عملية البناء الضوئى للنباتات الراقية بواسطة الباحث ميشيل Mitchell (21)، وبوهنينج Böhning (4)، بما أدى الى استخلاص استنتاجات مطابقة، هى إمكانية استمرار عملية البناء الضوئية على مدى زمنى أطول دونما أضرار ملحوظة على النبات.

ثانى اكسيد الكربون Carbon dioxide

تعتبر نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون فى الهواء ضئيلة نسبياً - ثلاثة أجزاء

لكل عشرة آلاف جزء، أى 0.03% حجمياً. وعلى الرغم من ضئآلة هذه الكمية فإنها ثابتة نسبياً وكافية، بشرط توفرها، لعالم النبات. وإنطلاقاً من حقيقة استهلاك مجمل العالم النباتى لكميات من ثانى اكسيد الكربون تزيد كثيراً عما تنتجه، وأن عالم النبات هذا اكبر بكثير من العالم الحيوانى، يمكن أن يعتقد المرء بأن نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون يستحيل أن تبقى ثابتة فى الهواء المحيط، بل يتحتم أن تقل تدريجياً. ولكن من الواضح أن تكون هناك مصادر أخرى لثانى اكسيد الكربون علاوة على نواتج تنفس الحيوان.

إذان ماهى هذه المصادر؟

مصادر ثانى اكسيد الكربون: Carbon dioxide supply : تدهش غالبية الناس حقيقة أن المصدر النباتى لثانى اكسيد الكربون يزيد من حيث الأهمية عن مصدره من تنفس الحيوان. ومن المحتمل أن تكون البكتريا الموجودة فى التربة ومصادر المياه العذبة والبحار هى المصدر الأول والأعظم لثانى اكسيد الكربون. يعتبر السبب الاساسى لتأكسد المواد العضوية وتحللها فى كل موضع للكرة الأرضية هو هذه الكائنات الحية عند قيامها بعملية تحرير غالبية الكربون الحبيس فى المواد العضوية، وذلك بصورة غازية هى ثانى اوكسيد الكربون ولا يوجد ادنى شك فى ان هذا المصدر لثانى اكسيد الكربون يزيد وحده عما يخرجه الحيوان عن طريق تنفسه.

كما ويعتبر احتراق الوقود مصدراً آخراً لثانى اكسيد الكربون على الرغم من قلة أهميته بالمقارنة بالمصدر السابق، ولا يفوتنا هنا رغماً عن ذلك ذكر أن هذا المصدر من المصادر المميزة، إذ ينتج عنه تحرير مئات الآلاف من أطنان ثانى اكسيد الكربون الى الجو سنوياً. وتحت هذه الظروف لايصبح مستغرباً أن يحتوى الهواء المحيط بالمراكز الصناعية على نسب أعلى بوضوح من ثانى اكسيد الكربون. يمكن تشبيه انتاج احتراق الوقود لثانى اكسيد الكربون بأنه سحب من أرصدة الغاز فى مصرف الطبيعة. فخلال عصر التكربن، الذى حدث

منذ ثلاثمئة مليون سنة، كانت هناك ظروف مثالية مشجعة لنمو النبات عبر تاريخ الأرض. وكانت الأرض بمثابة صوبة (بيت) green house زجاجية كبيرة لانماء النباتات فى ظل ظروف درجة رطوبة عالية ونسبة رفيعة لتركيز ثانى اكسيد الكربون. ويعتقد أن نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون كانت فى تلك الحقبة تقدر فى الجو بحوالى 200-300 مرّة أكثر من نسبة تركيزه الآن. وبسبب ضخامة حجم عمليات البناء الضوئى فى تلك الحقبة التاريخية، امتصت النباتات وحبست ملايين الأطنان من هذا الغاز النفيس فى أنسجتها. وتراكمت كميات هائلة من المواد النباتية تحت طبقات الطين والماء فى مستنقعات، حيث منعت الظروف البيئية المحيطة حدوث تحلل المواد النباتية، وتكونت بذلك عبر القرون مناجم الفحم الضخمة وأحواض النفط العملاقة التى يكشف عنها الانسان الآن.

وتجدر الاشارة هنا أن العامل الاهم فى استقرار نسبة ثانى اكسيد الكربون فى الهواء المحيط الآن هو ماء المحيطات، التى تمثل مخازن عملاقة لثانى اكسيد الكربون، حيث يتواجد فيها بطرق وأشكال متباينة. وتكون الكمية الأعظم لثانى اكسيد الكربون فى ماء المحيطات، على شكل يمكّن النبات من إجراء البناء الضوئى. فعمليات التنفس التى تقوم بها النباتات البحرية وحيواناته تحرر كميات من ثانى اكسيد الكربون تذوب فى الماء. كما وأن جزءاً من ثانى اكسيد الكربون المحبوس فى النباتات البحرية عبر عمليات البناء الضوئى يمكن تحريرها إما عبر تنفس الكائنات الحية التى تستهلك هذه النباتات، أو بعد موت الكائنات الحية وتفسخها. كما وأن الجير الداخل فى تركيب مختلف الأصداف البحرية لمختلف حيوانات القواقع البحرية هو عن طريق تحويل بيكربونات الكلسيوم calcium bicarbonate – ($Ca[HCO_3]_2$) الى كربونات الكالسيوم ($Ca\ CO_3$). ويتحرر نصف ثانى اكسيد الكربون الداخل فى تركيب بيكربونات الكلسيوم أثناء هذا التفاعل. وقد تُطور بعض الحيوانات البحرية التى تدخل فوسفات الكلسيوم فى تركيب أصدافها التفاعل السابق ذكره بصورة أفضل، وتحرر كل كمية ثانى اكسيد الكربون الموجودة فى مركب الكلسيوم. تمثل مياه المحيطات الآن ما يقارب ثلاثة أرباع سطح الأرض. وكما يقدر، فإن هذه

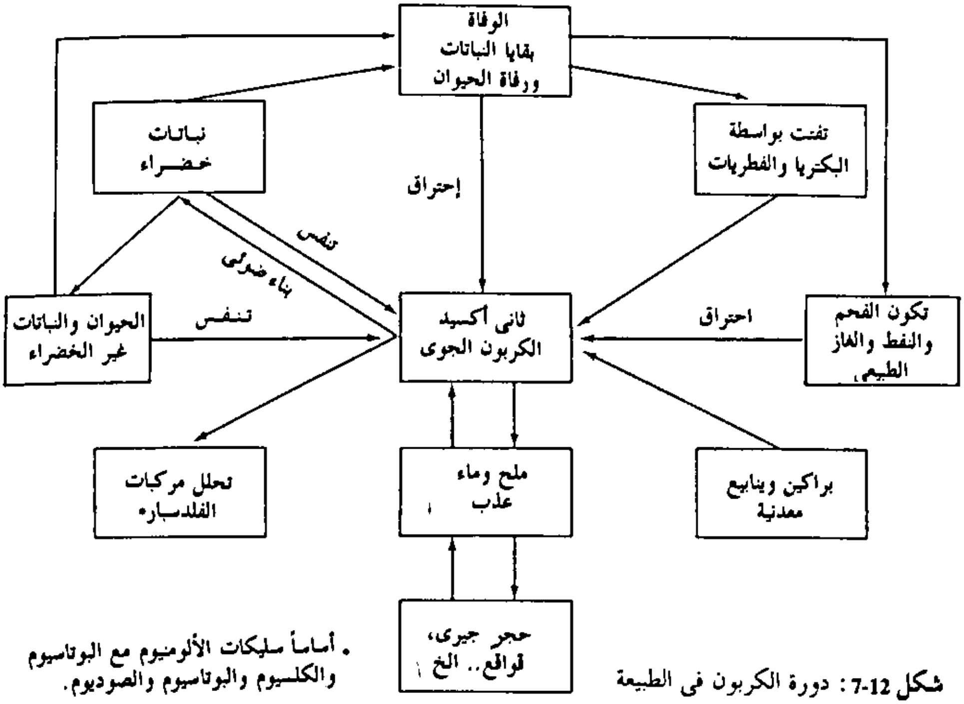
الكمية الهائلة من المياه تحتوى على مايزيد عن ثمانين ضعف الكربون الموجود فى الجو، وذلك بحساب الصور المتاحة لاستغلال النبات. لقد إنطلق العلماء من منطلقات نظرية على الأقل فى إعتقادهم بأن ثانى اكسيد الكربون الموجود فى كل من الهواء المحيط ومياه المحيطات تتعرض نسبة تركيزه لما يسمى بالتوازن الدينامي، كما وأن أى انخفاض فى نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون فى الجو تعوض رأساً بتحرير كمية مماثلة من هذا الغاز من المحيطات (20). ومن هنا من حقنا أن نعتقد بأن زيادة نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون فى الجو يصاحبها ذوبان كمية مناظرة فى مياه المحيطات. ويعتبر هذا التوازن هو العامل الابتدائى فى استقرار نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون فى الجو. كما وأن البراكين والينابيع المعدنية تحرر كميات من ثانى اكسيد الكربون إلى الجو، غير أن إسهام هذين المصدرين يعتبر ضئيلاً للغاية.

يتم إنخفاض نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون فى الجو عن طريق قوى اخرى غير البناء الضوئى. فمثلا عند تحلل الصخور البلورية للمعادن بالتعرية تتحد الأخيرة بثانى اكسيد الكربون فى شكل اتحاد كيميائى بحيث يتحول إلى شكل غير قابل للاستفادة منه. نورد فيما يلى المعادلة الكيميائية لتحلل صخور الأورثوكلاس Orthoclase – أحد الصخور البلورية للمعادن:

$$\underset{\text{(الأورثوكلاس)}}{KAlSi_3O_8} + H_2O + CO_2 \rightarrow + \underset{\text{(سليكا)}}{SiO_2} + \underset{\text{(كربون البوتاسيوم)}}{K_2CO_3} + \underset{\text{(طين)}}{Clay}$$

من هنا تتألف دورة ثانى اكسيد الكربون فى الطبيعة من مجموعات معقدة من التفاعلات. (يمثل الشكل 12-7) رسماً تخطيطياً لهذه الدورة.

إمتصاص ثانى اكسيد الكربون Absorption of carbon dioxide: لقد أجرى العديد من الباحثين دراسات فى الستين سنة الأخيرة حول معدل إمتصاص ثانى اكسيد الكربون من خلال فتحات ثغور الورقة وكذلك العوامل الداخلة فى ذلك

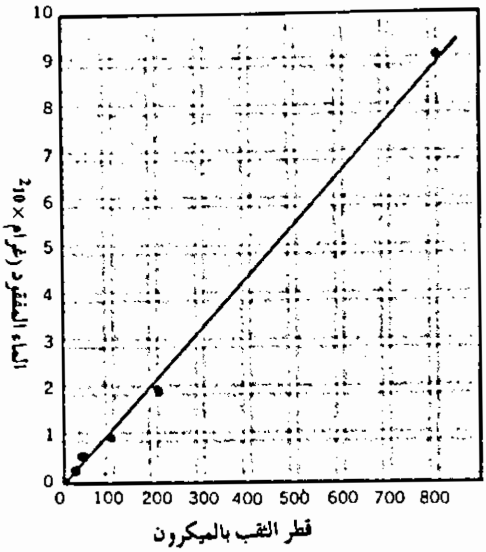


* أساساً سليكات الألومنيوم مع البوتاسيوم والكلسيوم والبوتاسيوم والصوديوم.

شكل 12-7: دورة الكربون فى الطبيعة

والكابحة لعملية انتشاره. كان الباحثان براون وإسكومبة Brown and (6) Escombe هما من أول رعيل من بحثوا هذه العملية تفصيلاً، إذ درسا معدل إنتشار ثانى اكسيد الكربون خلال مسام دائرية. ولقد وجدا أن معدل الانتشار يرتبط طردياً وقطر المسام المعزولة عن بعضها (قطر الواحدة منها من 2 الى 6 مم). كما استخدم العالمان غشاء متعدد الثقوب لتحديد اكبر معدل للانتشار، ووجدا أن المعدّل الأقصى كان عند قطر الفتحة 380μ (ميكرون)، وكانت الفتحة تبعد عن جاراتها بمسافة عشر أمثال القطر. ويعنى ذلك أن الفتحات، مع بعدها الكافى عن بعضها البعض لم تعرقل أى منها الأخرى أثناء الانتشار. إن ثغور النباتات الحية بعيدة عن بعضها البعض بمسافات اكبر من عشرة أمثال قطر الثغر. ومن هنا استنتج الباحثان براون واسكومبة أن اكبر إنتشار لثانى اكسيد الكربون يحدث على سطح أوراق غالبية النباتات.

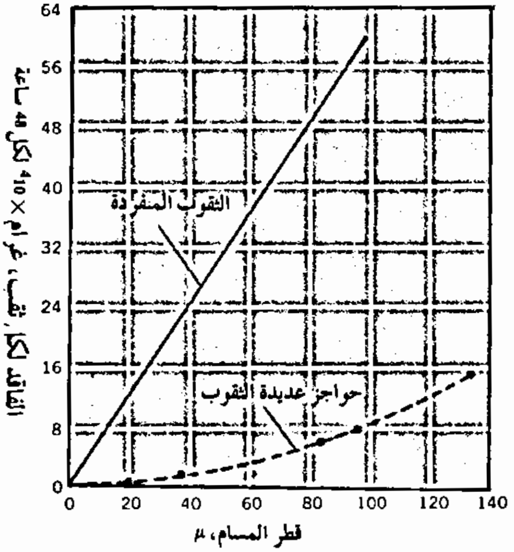
ويتفق كل من الباحثين تينج ولوميس Ting and Loomis (38) مع براون



شكل 11-8 : إنتشار بخار الماء عبر أغشية ذات ثقب وحيد.

واسكومبه، عندما وجد أن معدل إنتشار الماء (لقد افترضا أن ذلك ينطبق على حالة ثاني اكسيد الكربون) عبر فتحات دائرية منعزلة عن بعضها البعض يتناسب طردياً مع قطر الفتحة (انظر شكل 12-8).

ومع ذلك فقد وجدا أن سلفيهما أخطآ عندما استبعدا حدوث تداخل بين الثغور أثناء الانتشار، إذا بعدت عن بعضها البعض بما يزيد عن عشرة أمثال القطر. فقد ثبت لديهما أن هناك تداخل فى انتشار بخار الماء عندما كانت فتحات الغشاء تبعد عن بعضها بعشرة أمثال القطر. يوضح الشكل 12-9 النتائج



شكل 12-9 : مقارنة بين الانتشار عبر أغشية وحيدة الثقب وبين الانتشار عبر أغشية متعددة الثقوب. لاحظ القدر المرموق من التداخل فى حالة الأغشية عديدة الثقوب.

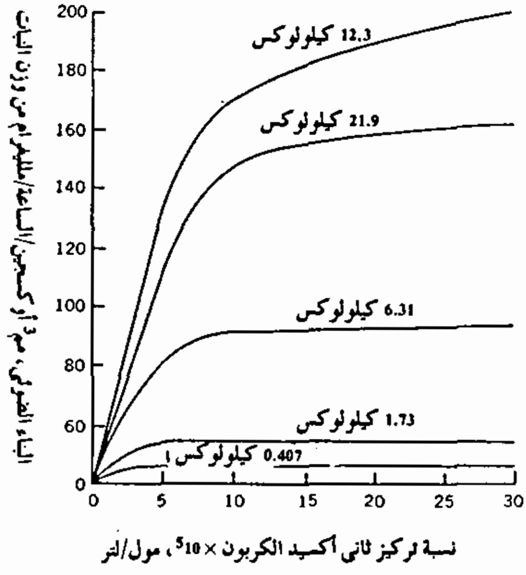
المقارنة للانتشار من خلال فتحة واحدة ومن خلال غشاء به العديد من الفتحات المعزولة عن بعضها، مع ثبات قطر الفتحة.

كما درس كل من تينج ولوميس تأثير غلق الثغور على الانتشار، وتوصلا الى استنتاج أن «الانتشار من والى داخل الورقة عبر فتحات الثغور لا يختلف اذا كانت الثغور مغلقة تماماً تقريبا، كثيراً عن الانتشار من خلال ثغور تامة الانفتاح». ولقد تثبت ميتشيل Mitchell من صحة وجهة النظر هذه من خلال عمله (ذلك الذى استعرض فيه أن انغلاق فتحات الثغور تماماً نتيجة نقص الماء لا يؤثر على معدل البناء الضوئى، الذى يبقى مستمراً وبمعدل ثابت حتى ذبول الورقة تماماً). وانطلق ميتشيل من هذا ليقول «ان كمية ثانى اكسيد الكربون الممتصة بواسطة أوراق النبات، والتى بدت ثغورها منغلقة تماما تقريباً، كانت مساوية تقريباً للكمية التى امتصتها نفس الأوراق عندما كانت فتحات الثغور مفتوحة تماماً». ولقد تحصل كل من فيردين ولومس Verduin and Loomis (39) على نتائج مشابهة عندما أجريا تجاربهما على الذرة ووجدا أن إمتصاص الأوراق الذابلة لثانى اكسيد الكربون كانت فى معدلها العادى تقريباً.

نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون carbon dioxide concentration: تم الوقوف على العلاقة بين نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون ومعدل البناء الضوئى، لأول مرة فى الدراسات الكمية لكل من كريزلر Kreusler (15,14) وبراون واسكومبة (7) وبانتانيللى Pantanelli (24). فقد لاحظ هؤلاء الباحثون أن معدل البناء الضوئى يتزايد طردياً مع زيادة نسبة ثانى اكسيد الكربون وذلك عند نسب التركيز القليلة. ولكن مع زيادة نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون عن حد معين يبدأ معدل البناء الضوئى فى الهبوط. وفيما بعد ناقش بلاكمان Blackman والباحثون معه ملاحظة أن نسب تركيز ثانى اكسيد الكربون العالية تعتبر مثبطة لعملية البناء الضوئى. ولقد قالوا أن بعد التوصل إلى تركيز أمثل لهذا الغاز، يثبت معدل حدوث البناء الضوئى رغم زيادة نسبة التركيز فى مدى واسع. وعلى وجه العموم فإن القول الأخير هذا يعتبر صحيحاً فيما عدا أن منحنيات تغير معدل

حدوث البناء الضوئى، لا تتطابق تماما مع ما وصفه بلاكمان. وربما يكون الشكل 12-10 تمثيلاً جيداً لتأثير نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون على معدل البناء الضوئى.

والسؤال الهام المطروح، هو هل يمكن زيادة نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون بدون حدود وبدون إضرار بالنبات؟. هذا مع العلم أنه من الصعب للغاية، بل وربما يكون مستحيلاً أن نذكر نسبة عامة تدل على التشبع بثانى اكسيد الكربون. ويمكن الاقتناع بهذا بسهولة، وذلك بسبب تواجد العديد من الاختلافات البيولوجية والتركيبية للنباتات المختلفة، وبناء عل ذلك يكون هناك تفاوت واسع فى نسب تركيز ثانى اكسيد الكربون الدالة على التشبع بالنسبة لتعدد أنواع النباتات. فهناك بعض النباتات التى تسمح قابلياتها التركيبية بدخول كميات اكبر من ثانى اكسيد الكربون وبطرق اكثر فعالية، بينما هناك العديد من النباتات الأخرى الحاوية على كميات أقل أو اكبر من الانزيمات التى تسبب تثبيت الكربون. كما وأن هناك بعض النباتات الأُخرى التى قد تصل إلى اقصى معدل للبناء الضوئى فى ظل ظروف شدة الضوء الأقل، وبهذا تتأثر كمية غاز ثانى اكسيد الكربون المستفاد منها. كما وأن هناك حقيقة أخرى تجعل من



شكل 12-10 : تأثير نسبة تركيز ثانى أكسيد الكربون على معدّل البناء الضوئى فى ظل شدد مختلفة للاضاءة. الكيلولوكس = 1000 شمعة متر.

المتعذر اكتشاف نقطة التشبع بثانى اكسيد الكربون، تنحصر فى أن هذا الغاز يصبح ساماً للنبات عندما يزيد تواجده عن حد معين فسيولوجيا. وعلى سبيل المثال فربما يظهر التأثير الضار لثانى اكسيد الكربون، جنباً إلى جنب مع التأثيرات المشجعة للبناء الضوئى عند تركيزات معينة من هذا الغاز؛ ونعنى بهذا أن التأثيرات الضارة لهذا الغاز ربما تستتر وراء النمو الكبير العام للنبات عندما يتواجد فى جو غنى بثانى اكسيد الكربون. وتختلف النباتات فى احتمال الوجود تحت نسب عالية من ثانى اكسيد الكربون. هنالك شواهد تجريبية تدل على أن بعض الكائنات المختبرية مثل الكلوريلا والسنيديسماس Chlorella and Scenedesmus تطيق العيش فى ظل التركيز العالى لثانى اكسيد الكربون، اكثر من أوراق النباتات الراقية (34, 23, 16, 1). لقد أظهرت التجارب فى بحث واحد أن معالجة نبات الطماطم بنسب تركيز أعلى من ثانى اكسيد الكربون نتج عنها ظهور مناطق ميتة necrotic areas على أوراقها. وعندما رُجع بتركيز ثانى اكسيد الكربون الى النسبة الطبيعية، ظهرت للنبات أوراق جديدة، وبدأ النبات استئناف النمو الطبيعي. وتكرر ظهور هذه البقع من جديد عندما زيدت نسبة تركيز الغاز مرة أخرى، وهذا دليل قاطع على أن معالجة النبات بزيادة نسبة ثانى اكسيد الكربون هى التى تسببت فى إصابة الأوراق (36).

على الرغم من ذكرنا سابقاً عن ثبات نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون فى الجو، هناك أمثلة تدل على وجود انحراف عن هذه النسبة فى بعض المناطق علماً بأن هذه الانحرافات كانت كبيرة. فمثلا، مما لاشك فيه أن المساحات التى يحدث فيها البناء الضوئى بكثرة، مثل جو الغابات وفوق حقل مزروع بالذرة أو الحنطة بكثافة، نجد أن نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون أقل كثيراً عن معدلها الطبيعي، وذلك أثناء ساعات النهار. لقد أثبتت دراسة أجراها كل من فيردين ولومس (39) ان نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون المقاسة على ارتفاع 100 سنتيمتر فوق حقل مزروع بالذرة الأمريكية، قد وجدت تتراوح فى المتوسط بين 0.0675% أثناء الليل (النهاية العظمى) الى 0.045 أثناء ساعات النهار. ولاتظهر هذه الدراسة فقط الكيفية التى تتضاءل فيها نسبة ثانى اكسيد

الكربون فوق مساحات كثيفة الزراعة نتيجة حدوث البناء الضوئى، ولكن أيضا كيف ترتفع هذه النسبة عن معدلها عند توقف عملية البناء الضوئى، ويبدأ مفعول التنفس فى الظهور بجلاء.

هناك اعتبار هام آخر يعرض لنا أثناء الحديث عن النسبة المئوية لتركيز غاز ثانى اكسيد الكربون فى البيئة المحيطة بالنبات، الا وهو الارتفاع المزروع عنده النبات (عن سطح البحر). فعلى الرغم من أن نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون فى الجو هى 0.03% عند سطح البحر، إلاّ أن الضغط الجزئى Partial pressure لثانى اكسيد الكربون يقل كثيراً عند ارتفاعات تقدر بـ 5000 متر واكثر. فيقل الضغط الجزئى لهذا الغاز طردياً مع زيادة الارتفاع عن سطح البحر. وعلينا ان نذكر أن الضغط الجزئى لثانى اكسيد الكربون عند إرتفاع 5000 متر أقل من نصف ضغطه الجزئى عند سطح البحر. غير أن تأثير هذا الانخفاض فى ضغط ثانى اكسيد الكربون الجزئى عند الارتفاعات العالية يعتبر محيراً حتى الآن بالنسبة لعملية البناء الضوئى، وذلك من حيث أن هناك مشاهدات تتحدث بأن البناء الضوئى يحدث بمعدلات مرتفعة كثيراً فى النباتات الجبلية (35).

درجة الحرارة Temperature

ترتبط عملية البناء الضوئي، مثلها فى ذلك مثل باقي العمليات الحيوية، بمدى معين لتفاوت درجة الحرارة، يمكن تقديره مبدئياً بذلك التفاوت الذى تحتمله مركبات البروتين. ونعلم على وجه العموم أن هذه المركبات تنشط ما بين الصفر المئوى ودرجة ستين مئوية. وعلى الرغم من عدم إعتماد القسم الكيميائى الضوئى من عملية البناء الضوئى على درجة الحرارة، إلاّ أن قسمه البيولوجى الكيميائى، حيث يتحكم النشاط الانزيمى فى سيره فيعتمد تماماً على درجة الحرارة. غير أن النباتات تظهر فى هذا المجال قابلية عالية على التكيف مع تفاوت ملحوظ فى درجات الحرارة بما يصل إلى الحدين الأدنى والأقصى لها.

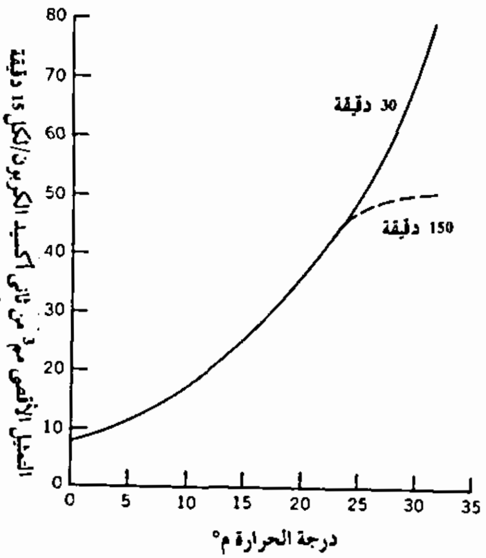
الأضرار الناجمة عن تجاوز الحدين الأدنى والأعلى لدرجات الحرارة Injury of temperature extremes : يتأخر معدل حدوث البناء الضوئى بصورتين مباشرة وغير مباشرة نتيجة لانخفاض درجة الحرارة. إذ يعيق انخفاض درجة الحرارة معدل حدوث البناء الضوئى مباشرة، بسبب انخفاض النشاط الانزيمى المؤثر فى تفاعلات الظلام لعملية البناء الضوئى. كما تتأثر سلباً عملية البناء الضوئى بصورة غير مباشرة بسبب تكون الجليد داخل الخلية وخارجها. يكون تأثير تكون الجليد خارج جدران خلايا النبات هو سحب الماء من الخلايا الحية، بينما يتسبب تكون الجليد داخل الخلية، ليس فقط فى سحب الماء الحر من الخلية، ولكن فى حدوث أضرار ميكانيكية بتغيير تركيب بنية الخلية وبلاستيداتها الخضراء أيضا. كما وتسبب الأضرار الميكانيكية أيضا تحطيم نفاذية الأغشية Permeability of the membranes (بما فى ذلك أغشية البلاستيدات الخضراء) فى الخلية. وعلاوة على ذلك، أشار الباحث رابينوفيتش Rabinowitch (28) الى أن التركيب الغروى للسيتوبلازم والبلاستيدات الخضراء ربما يتغير بفعل المؤثرات او القوى الميكانيكية.

كما هو معروف، فإن كل العمليات الخلوية الهامة يمكن أن تتوقف تماماً بتعريض الخلية لدرجة حرارة عالية. وبطبيعة الحال فعند تعريض الخلية لدرجات حرارة عالية للغاية يحدث مايسمى «بالوفاة الحرارية Thermal death» فى الحال. إلاّ أن تعريض الخلايا الحية لدرجات حرارة أعلى من درجة حرارتها قليلا، لايسبب حالة الوفاة فى الحال، ولكن تصبح الأخيرة عملية منتظمة تتم ببطء، ربما نشاهدها بملاحظة المعدلات المتضائلة لكل العمليات الحيوية (ومن بينها البناء الضوئى). ربما يكون التأثير المعاكس لارتفاع درجة الحرارة من التأثيرات التي تزول بزوال المؤثّر وذلك فى البداية، ولكن سرعان ماتتحول هذه التأثيرات إلى تأثيرات لارجعة فيها إذا زادت مدة تعريض الخلايا الحية لدرجة الحرارة المرتفعة. وعلى الرغم من أن «الوفاة الحرارية» تحدث عادة فى معظم الأوراق والطحالب بتعريضها لدرجة حرارة تتراوح بين 55° و 60° مئوية (28)، فإن

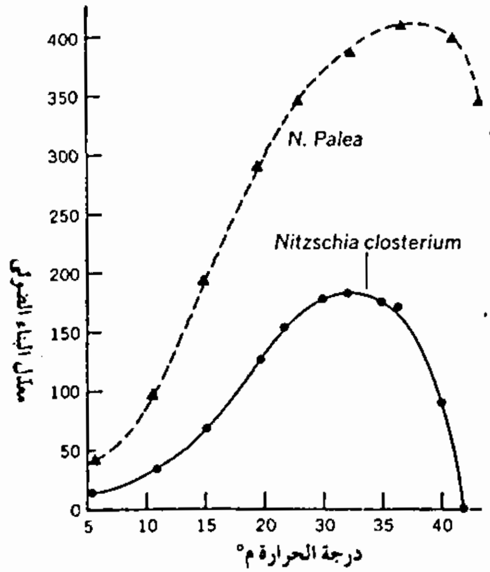
انقطاع عملية البناء الضوئى يقع عند درجة أقل من ذلك قليلاً، بما يوحى أن ضرر ارتفاع درجة الحرارة وقع فى الجهاز المسئول عن البناء الضوئى نفسه، وليس على السيتوبلازم المحيط. عند تعريض الخلايا الحية لدرجة حرارة عالية ولمدة وجيزة، ربما نلاحظ تأثير ذلك المشجع على معدل البناء الضوئى وذلك بالزيادة عن المعدل الطبيعي، مما يدل على أن الضرر الحرارى هو عملية تدمير بطيء وهذا مانراه فيما بعد بالابطاء الحرارى لمفعول الانزيمات Thermal (28) *deactivation of enzymes*. لقد اتضح ذلك بجلاء فى دراسة أجراها الباحثان نوداك وكوب Noddack and Kopp (22)، حيث درسا تأثيرات درجة الحرارة على البناء الضوئى للكلوريللا (شكل 12-11). يتضح من هذه الدراسة أن تعريض النبات لدرجات حرارة مرتفعة أثناء مدد وجيزة يوصلنا إلى درجة مثلى، من حيث معدل البناء الضوئى، هى 30° مئوية. ولكن مع إطالة مدة تعريض الكائن لدرجة حرارة مرتفعة الى ثلاثة أضعاف المدة، نجد أن درجة 22° مئوية هى الدرجة المثلى للعملية.

تأثير درجة الحرارة على معدل البناء الضوئى Temperature effects on the rate of photosynthesis: يتسبب ارتفاع درجة الحرارة عموماً فى التعجيل بعملية البناء الضوئى، عندما تثبت العوامل الأخرى، ولا تصبح من العوامل المحددة. وتجرى هذا الزيادة وفق معادلة خطية عند درجات الحرارة المنخفضة، ولكن سرعان ما يبدأ التأثير فى الهبوط عند الوصول إلى درجات حرارة عالية، وأخيراً تصل الزيادة إلى معدلها الأقصى تتوقف بعده عملية البناء الضوئى. ويتغير الحد الأمثل هذا للنباتات المختلفة، وكذلك بإختلاف مدد تعريض النباتات لدرجات الحرارة هذه (انظر الشكل 12-12).

يمكن القول بأن تأثير درجة الحرارة على معدل البناء الضوئى يطابق تقريباً تأثير درجات الحرارة على التفاعلات الانزيمية، وفى هذه الحقيقة نجد ما يساند النظرية القائلة بأن فى إبطال أو إخماد النشاط الانزيمى يكمن السبب الرئيسى فى توقف البناء الضوئى عند درجات الحرارة العالية. ومن الأرجح أن تكون هذه



شكل 12-11 : تاثير درجة الحرارة على عملية البناء الضوئى. لاحظ إمكانية التوصل إلى الحد الأمثل إذا كانت مدّة تعرض النبات لارتفاع درجة الحرارة صغيرة، بينما إذا زيدت هذه المدّة ينخفض الحد الأمثل تبعاً لذلك.



شكل 12-12 : تأثير درجة الحرارة على معدّل البناء الضوئى فى ظروف الشدّة الضوئية العالية. لاحظ إختلاف النباتين فى إطاقة ارتفاع درجة الحرارة.

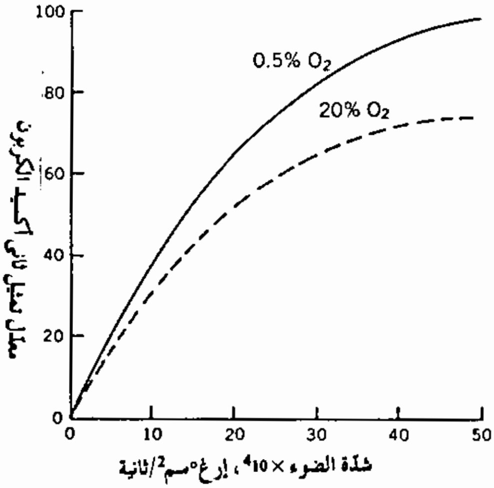
النظرية صحيحة. ومع ذلك على المرء أن يتذكر أن هناك عوامل أخرى تؤثر فى هذه العملية لا نستطيع الاحاطة بها كلها. فمثلا، ربما يصير معدل إمتصاص ثانى اكسيد الكربون هو العامل المحدد للبناء الضوئى فى ظل إرتفاع معدل البناء الضوئى، على الرغم من وجود النبات فى جو يحوى النسبة المثلى لتركيز ثانى اكسيد الكربون وربما يكون تراكم نواتج عملية البناء الضوئى من العوامل المؤثرة سلباً على معدل البناء الضوئى.

من النادر الوصول الى المعدل الأمثل للبناء الضوئى فى ظل الظروف الطبيعية. ففى أغلب الأحوال يكون الضوء أو نسبة تركيز ثانى اكسيد الكربون أو كلاهما العاملين المحددين للمعدل. وتوضح اكتشافات توماس وهيل (37) Thomas and Hill بجلاء حقيقة أن تأثير اختلاف درجات الحرارة على معدل البناء الضوئى فى الظروف الحقلية غير موجود من الناحية العملية فى مدى تباين درجات الحرارة بين 16° و 29° مئوية.

ربما يكون من الأمور المحيرة للغاية ملاحظة بعض الباحثين أن نسبة تركيز الأوكسجين فى الجو (21%) تضر بعملية البناء الضوئى. وتتضح هذه الحقيقة بجلاء من خلال البحث الذى أجراه ماك - آليستر McAlister ومايرز (19) Myers، بابرازهما تأثير التركيز العالى والمنخفض للأوكسجين على معدل البناء الضوئى فى نبات الحنطة (شكل 12-13).

ورغما عن ذلك، هناك نتائج لباحثين آخرين استخلصوها من تجارب أجريت على الكلوريللا، بوصفها كائنات مختبرية، جاءت مخالفة لما ذكر أعلاه. فلقد ثبت معدل البناء الضوئى لهذه الكائنات، سواء فى جو من النتروجين الخالص أم فى الهواء (أى بوجود الأكسجين بنسبة تركيز 21%)، إلاّ أن جو الأوكسجين الخالص قد تسبب فى إبطاء معدل البناء الضوئى (41). وبناء على هذه الدراسة نستنتج أن درجة تركيز الأوكسجين فى الجو ليست ضارة بالنسبة للنبات.

علينا الآن بحث أسباب إحتمال تحول الأوكسجين الى عامل مثبط لحدوث البناء الضوئى. علينا أن نتذكر قبل كل شيء أن الأوكسجين هو عنصر هام للغاية لعملية التنفس، تلك العملية المنافسة لعملية البناء الضوئى فى الاستحواذ على بعض النواتج البينية فى النبات. وحيث تدخل هذه النواتج فى كل من العمليتين،



شكل 12-13: تأثر نسبة تركيز الأوكسجين على البناء الضوئى فى نبات القمح، وفى ظروف شدد ضوئية مختلفة.

لذا يكون مشروعاً أن نتوقع حدوث تنافس وتداخل بين العمليتين وكذلك حدوث تأثيرات متبادلة بينهما. فوجود الأوكسجين يشجع على حدوث التنفس بمعدلات أعلى، مما يتيح لهذه العملية ظروفا مواتية لمنافسة قوية مع العملية الأخرى للاستحواذ على النواتج البينية. ومن هنا يتأخر معدل حدوث البناء الضوئى إذا ماشح وجود أحد النواتج البينبة التى استحوذ عليها التنفس.

وثانيا، ربما يتنافس كل من الاوكسجين وثانى اكسيد الكربون على الحصول على الهيدروجين، عندما يختزل الأوكسجين بدلاً من ثانى ا كسيد الكربون (9). وربما تختزل الانزيمات المشاركة بعمليات كيميائية ضوئية، وتساهم باعطاء هيدروجينها الى الأوكسجين بدلاً من ثانى اكسيد الكربون، وبذا تتعطل عملية البناء الضوئى.

وثالثا، هناك شواهد قوية تدل على أن الحالة الثلاثية Triplet state للكلوروفيل الجزيئى تعتبر من المراحل البينية الهامة لحدوث البناء الضوئى. والأوكسجين، بعد أن وضح أنه مثبطاً فاعلاً لهذه الحالة الثلاثية للكلوروفيل، يصبح الأوكسجين من العوامل المعوقة لحدوث البناء الضوئى (17).

وبهذا يتضح لنا من الناحية التجريبية التأثير المثبط للأوكسجين فى عملية البناء الضوئى. غير أن حدوث العلاقة بين إعاقة الأوكسجين للبناء الضوئى وعملية البناء الضوئى نفسها ليست واضحة الحدود والمعالم تماماً حتى الآن.

الماء Water

من الصعب تماماً الوقوف تجريبياً على مدى إعاقة شح Deficiency إمداد النبات بالماء، لعملية البناء الضوئى. فكمية الماء التى يحتاجها البناء الضوئى تعتبر أقل بكثير من تلك الكمية التى يحتاجها النبات للمحافظة على حياته. ومن هنا يعتقد بأن شح الماء فى النبات سوف يعطى تأثيراته السلبية على منظومة الحياة فى النبات بشكل عام، ومنها عملية البناء الضوئى بطريقة غير مباشرة، وسوف تقع هذه التأثيرات السلبية على النبات قبل أن تظهر التأثيرات المباشرة لشح الماء على البناء الضوئى، بزمن طويل نسبياً. وسوف يعطل هذا، طبعاً،

عملية البناء الضوئى جنباً الى جنب مع العمليات الحيوية Vital processes الهامة الأخرى فى الآلية البيولوجية Biological mechanism.

لاحظ بعض الباحثين الآخرين انخفاض معدلات البناء الضوئى المصاحبة لشح الماء فى التربة. فمثلا لاحظ شنيدر وتشيلدرس Schneider & Childers (29) انخفاض معدل البناء الضوئى الى النصف فى أشجار التفاح النامية فى تربة جففت من محتواها المائى تدريجياً. كما لاحظا هذا الانخفاض قبل ظهور ذبول أوراق الشجرة. ولوحظت نتائج مماثلة فى أبحاث لوستالوت Loustalot (18) على أشجار جوز البيقان Pecan trees. هذا وقد حدث انخفاض اكبر فى معدلات البناء الضوئى فى ظل الظروف المشجعة لعملية النتح.

ومما لاشك فيه؛ فإن هذه العوامل المثبطة للبناء الضوئى قد نتجت أساساً من قلة هدرجة Hydration البروتوبلازم ونتيجة لانغلاق الثغور. سوف يؤثر تخليص البروتوبلازم من محتواه المائى على التركيب الغروى للبروتوبلازم، وبهذا تتأثر عمليات التفاعل الحيوى مثل التنفس والبناء الضوئى... الخ. وتضعف كفاءة الانزيمات من جراء انتزاع الماء من البرورتوبلازم، مما يعيق طبعاً معدلات حدوث العمليات الهامة. وكما جاء فى أعمال رابينوفيتش Rabinowitch ، (26) تعتبر عملية البناء الضوئى اكثر حساسية بالنسبة لشح الماء عن غيرها من العمليات الحيوية الأخرى (التنفس مثلاً). وربما يكون أحد أسباب هذا هو الضرر الفيزيائى الحادث من فقد الماء فى تغيير التركيب تحت الجزيئى Micromolecular structure فى منظومة البناء الضوئى. لقد سبق أن ناقشنا أهمية ترتيب الجزيئات فى البلاستيدات الخضراء.

اعتقد الكثير من الباحثين بأن العامل الأهم فى اعاقة عملية البناء الضوئى بسبب شح الماء، يكمن فى انغلاق الثغور. فكما هو معروف فإن شح الماء فى النبات يسبب انغلاق ثغور أوراقه، مما يسبب إعاقة عملية إمتصاص ثانى اكسيد الكربون. وحيث أن نسبة ثانى اكسيد الكربون فى الهواء تعتبر منخفضة عادة، بحيث لايكون وجوده العامل المحدد لحدوث البناء الضوئى فى ظل الظروف الطبيعية، يصبح انخفاض إمتصاصه سبباً لانخفاض معدل حدوث البناء الضوئى.

ومع ذلك فلقد تحدث بعض الأبحاث المنجزة فى هذا المجال، تلك النظرية من أساسها. فمثلا، وجد الباحث ميتشيل Mitchell (21) أن معدل البناء الضوئى يبقى ثابتاً الى أن تذبل الورقة تماماً. أما فيردين ولـومس Verdiun and Loomis (39) فلقد وجدا أن إمتصاص ثانى اكسيد الكربون يبقى دونما تغيير تقريبا حتى فى الأوراق التى بدى ذبولها واضحاً وذلك فى تجاربهما على أوراق الذرة Zea L. eaves. وأخيراً نرى فى أبحاث كل من تينج ولـومس (38) هذا الاستنتاج أيضا: «يستمر الانتشار عالياً ومنتظماً الى أن تنغلق الثغور تماما».

وتفسير ذلك أن الثغور التى تظهر منغلقة تماما تحت المجهر، تكون مفتوحة بدرجة كافية فى واقع الأمر للسماح للامتصاص الطبيعى لثانى اكسيد الكربون. وبناء على ذلك يمكن استنتاج أن تفسير الانخفاض الملحوظ فى معدل البناء الضوئى فى ظروف شح الماء، لايرجع الى انغلاق فتحات الثغور وحده. فعلى الارجح يوجد العديد من العوامل الأخرى الداخلة فى هذه العملية، علاوة على انغلاق الثغور، التى تعتبر أحد العوامل فقط.

REFERENCES

1. Ballard, L. 1941. The depressant effect of carbon dioxide upon photosynthesis. *New Phytologist* 40: 276.
2. Barker, H. 1935. Photosynthesis in diatoms. *Arch. Mikrobiol.* 6:141.
3. Billings, W., and R. Morris. 1951. Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups. *Am. J. Botan.* 38:327.
4. Böhning, R. 1949. Time course of photosynthesis in apple leaves exposed to continuous illumination. *Plant Physiol.* 24:222.
5. Bormann, F. 1956. Ecological implications of changes in photosynthetic response of *Pinus taeda* seedling during ontogeny. *Ecology* 37:70.
6. Brown, H., and F. Escombe. 1900. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 193B:223.
7. Brown, H., and F. Escombe. 1902. The influence of varying amounts of carbon dioxide in the air on the photosynthetic process of leaves and on the mode of growth of plants. *Proc. Roy. Soc.* 70B:397.
8. Freeland, R. 1944. Apparent photosynthesis in some conifers during winter. *Plant Physiol.* 19:179.
9. Gaffron, R. 1960. Energy storage. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology.* New York: Academic Press.
10. Gessner, F. 1937. Untersuchungen über Assimilation und Atmung submerser Wasserpflanzen. *Jb. wiss. Botan.* 85:267.

11. Heinicke, A., and N. Childers. 1937. The daily rate of photosynthesis during the growing season of 1935, of a young apple tree of bearing age. *Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem.* 201:3.
12. Hill, R., and C. Whittingham. 1953. The induction phase of photosynthesis in *Chlorella* determined by a spectroscopic method. *New Phytologist* 52:133.
13. Kandler, O., and F. Schötz. 1956. Untersuchungen über die photoxydative Farbstoffzerstörung und Stoffwechselhemmung bei *Chlorella* mutanten und panaschierten Oenotheren. *Z. Naturforsch* 11b:708.
14. Kreusler, U. 1885. Über eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Athmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beeinflussenden Momente. *Lau. Jahrb.* 14:913.
15. Kreusler, U. 1887. Beobachtungen über die Kohlensäure-Aufnahme und-Ausgabe (Assimilation und Athmung) der Pflanzen. II. Mittheilung. Abhängigkeit von Entwicklungszustand-Einfluss der Temperatur. *Lau. Jahrb.* 16:711.
16. Livingston, R., and J. Franck. 1940. Assimilation and respiration of excised leaves at high concentrations of CO_2. *Am. J. Botan.* 27:449.
17. Livingston, R., and E. Fujimore. 1957. Interactions of chlorophyll in its triplet state with oxygen, carotene, etc. *Nature* 180:1036.
18. Loustalot, A. 1945. Influence of soil moisture conditions on apparent photosynthesis and transpiration of pecan leaves. *J. Agr. Research* 71:519.
19. McAlister, E., and J. Myers. 1940. The time course of photosynthesis and fluorescence observed simultaneously. *Smithsonian Inst. Misc. Collection* 99, No. 6.
20. Meyer, B., and D. Anderson. 1952. *Plant physiology.* Princeton, N.J.: D. Van Nostrand.
21. Mitchell, J. W. 1936. Effect of atmospheric humidity on rate of carbon fixation of plants. *Botan. Gaz.* 98:87.
22. Noddack, W., and C. Kopp. 1940. *Z. physik. Chem.* 187A:79.
23. Österlind, S. 1948. The retarding effect of high concentrations of carbon dioxide and carbonate ions on the growth of a green alga. *Physiol. Plant.* 1:170.
24. Pantanelli, E. 1903. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen. *Jahrb. Wiss. Botan.* 39:167.
25. Pokrowski, G. 1925. Über die Lichtabsorption von Blättern einiger Bäume. *Biochem. Z.* 165:420.
26. Rabinowitch, E. 1945. *Photosynthesis and related processes.* Vol. I. New York: Interscience Publishers.
27. Rabinowitch, E. 1951. *Photosynthesis and related processes.* Vol. II, Part 1. New York: Interscience Publishers.
28. Rabinowitch, E. 1956. *Photosynthesis and related processes.* Vol. II, Part 2. New York: Interscience Publishers.
29. Schneider, G., and N. Childers. 1941. Influence of soil moisture on photosynthesis, respiration, and transpiration of apple leaves. *Plant Physiol.* 16:565.
30. Seybold, A. 1932. Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. *Planta* 16:195.
31. Seybold, A. 1932. Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. II. *Planta* 18:479.
32. Smith, E. 1938. Limiting factors in photosynthesis: light and carbon dioxide. *J. Gen. Physiol.* 22:21.
33. Stainer, R. 1959. Formation and function of the photosynthetic pigment system in purple bacteria. In *The photochemical apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:13.
34. Steemann-Nielsen, E. 1955. Carbon dioxide as carbon source and narcotic in

photosynthesis and growth of *Chlorella pyrenoidosa. Physiol. Plant.* 8:317.

35. Talling, J. 1961. Photosynthesis under natural conditions. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12:133.
36. Thomas, M. 1955. Effect of ecological factors on photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 6:135.
37. Thomas, M. D., and G. R. Hill. 1949. Photosynthesis under field conditions. In J. Franck and W. E. Loomis, eds., *Photosynthesis in plants.* Ames, Iowa: Iowa State College Press.
38. Ting, I. and W. Loomis. 1963. Diffusion through stomates. *Am. J. Botan.* 50:866.
39. Verduin, J., and W. E. Loomis. 1944. Absorption of carbon dioxide by maize. *Plant Physiol.* 19:278.
40. Wassink, E. C., and J. A. H. Kersten. 1946. Observations sur le spectre d'absorption et sur le role des carotinoides dans la photosynthèse des diatomées. *Enzymologia* 12:3–32.
41. Wassink, E., D. Vermeulen, G. Reman, and E. Katz. 1938. On the relation between fluorescence and assimilation in photosynthesizing cells. *Enzymologia* 5:100.
42. Wolken, J., and A. Mellon. 1957. Light and heat in the bleaching of chloroplasts in *Euglena. Biochim. Biophys. Acta* 25:267.

الفصل الثالث عشر

الكشف عن العناصر الضرورية وتوفرها ومدى اتاحتها للنبات

Detection, occurrence, and availability of the essential elements

مقدمة Introduction

سوف نناقش فى الفصول الثلاثة التالية المبادىء الاساسية للتغذية بالعناصر المعدنية، وهو موضوع قد تم التعرف عليه فى الزراعة منذ القدم، الا انهم فى ذلك الحين لم يتفهموه بوضوح. فلقد لوحظ بوضوح فى المجتمعات الزراعية البدائية ان اضافة مخلفات النبات والحيوان للتربة قد ضاعفت من محصولية الارض. وقد يذكر القارىء اننا اشرنا لملاحظات العالم ودوارد Woodward فى عام 1699 ومفادها ان النباتات تعيش وتزدهر وتنمو بسرعة اكبر فى المياه المحملة بالطين اكثر من مياه الأمطار النقية. وكانت هذه ملاحظة غريبة فى ذلك الحين الا انها قد فقدت غرابتها بمرور الوقت. وتجدر الأشارة هنا ان السهولة التى نفسر بها تلك الظاهرة اليوم تقوم فى الاساس على تراكم الاعمال البحتية التى قام بها العديد من العلماء الرواد الاوائل ومنهم ودوارد.

علينا ان نذكر العالم دى سوسر de Saussure لتعرفه من خلال ابحاثه على اعتماد النباتات على العناصر الموجودة فى التربة. اذ استعرض فى كتابه المعنون Recherches sur la végétation والذى نشر عام 1804، نجده قد بين بوضوح أن العناصر المعدنية غير العضوية الموجودة فى رماد ash النبات قد حصل عليها الاخير من التربة عبر المنظومة الجذرية للنبات. كما وذكر ان العناصر المعدنية بما فيها النيتروجين والذى اخذها النبات من التربة كانت ضرورية لنموه وتطوره. وعلى الرغم من الشواهد التجريبية القوية التى قدمها دى سوسر فى كتابه فأن اثبات مشاركة المكونات غير العضوية التى عثر عليها فى رماد النباتات النامية لم يتم التعرف عليها بدقة حتى عضدها عالم آخر بابحاثه ويدعى ليبج Liebig الذى نشرها فى عام 1840. ولقد تطلب الامر مكانة العالم ليبج العلمية وحذقه كعالم لكى تثبت هذه النظرية ويجرى قبولها من عموم العلماء.

علاوة على تقديم الشواهد على الدور الاساسى الذى تلعبه المكونات غير العضوية فى النبات وحياته. ويمكننا القول ان الرسالة التى بعث بها العامل ليبج للمنظمة البريطانية لتطوير العلوم فى عام 1840 كانت بمثابة اشارة البدىء بتقدم الابحاث والمعارف حول التغذية المعدنية للنبات التى وصلنا اليها اليوم.

العناصر العديدة الموجودة فى النبات Various elements found in plants

العناصر الاساسية Major elements

لقد قام كل من العالمين ساتش وكنوب Sach and Knop فى حوالى عام 1830 بمحاولات جادة لتحديد المكونات المعدنية للنباتات باسلوب تجريبى، مستخدمين المحاليل الغذائية بدلاً من التربة عند الزراعة. لقد تمكنا من اثبات أن عشرة عناصر طبيعية هى العناصر الاساسية اللازمة لنمو النبات. وكانت هذه العناصر هى كالتالى:

الكربون Carbon (C) والهيدروجين Hydrogen (H) والاوكسجين Oxygen (O) والنيتروجين Nitrogen (N) والفسفور Phosphorus (P) والبوتاسيوم Potassium (K) والكالسيوم Calcium (Ca) والكبريت Sulfur (S) والمغنيسيوم Magnesium (Mg) والحديد Iron (Fe). ولقد اتفق الجميع فى ذلك الحين ان العناصر العشرة السابقة هى اللازمة لحياة النبات ونموه الطبيعي وتطوره. غير اننا نعرف اليوم ان هناك خمسة عناصر اخرى على اقل تقدير تعتبر هامة ايضاً لنمو غالبية النباتات على الرغم من احتياج النباتات للكميات القليلة منها، كما ان هناك العديد من العناصر الاضافية الاخرى تحتاجها بعض النباتات ولا تحتاجها النباتات الاخرىٰ.

العناصر النزرة Trace elements

بسبب تخلف الطرق التحليلية فى زمن العالمين ساتش وكنوب بالمقارنة بمستواها اليوم لم يتمكنا من الكشف عن الكميات الضئيلة للغاية لبعض العناصر فى النباتات (وتسمى هذه العناصر بالعناصر النزرة التى اشرنا اليها). كما وان تلوث المياه المستخدمة عند الزراعة لم يتمكن من تنقيتها بالدرجة التى تتطلبها

التجارب لدراسة تأثير العناصر النزرة على نمـو النبـات. وبنـاء على هذا فأن العناصر المطلوبة بكميات نزرة قد بقت دونما الكشف عنها وبقت مجهولة ايضاً ادوارها الضرورية للنبات. ولكن ما ان بدأ القرن العشرين وبما تبع ذلك في استخدام وسائل وادوات افضل للقياس وارتفاع العناية بوسائل التعقيم، حتى ظهرت بجلاء ضرورة تواجد بعض هذه العناصر النـزرة. ولقـد بدأ هذا بملاحظات العالم برترند Bertrand (8) اذ لاحظ ان عنصر المنغنيز (Mn) هو من العناصر التي يحتاجها النبات لنموه الطبيعي. وبحلول عام 1939 تجمعت معلومات عن ضرورات تواجد العناصر النزرة التالية في التربة وهي المنغنيز (Mn) Manganese والـزنك (Zn) Zinc بورون (B) Boron والنحـاس (Cu) Copper والموليبدينيوم (Mo) Molybdenum. اذ تم الكشف عنها في العديد من النباتات. وبهذه الطريقة يصل عدد العناصر الضرورية لنمو النباتات في كشفنا الى 15 عنصراً. وهذه العناصر هي على الوجه التالي: الـ C، H، O، N، P، K، Ca، S، Mg، Fe، وكذلك العناصر النزرة التالية وهي Mn، Zn، B، Cu، وأخيراً Mo.

وعلاوة على هذه وتلك فلقد تم الكشف عن عناصر اخرى على انها ضرورية للنمو الطبيعي لبعض النباتات. الا أن هذه العناصر الاخيرة لم يثبت فاعليتها ودورها في نمو الغالبية من النباتات. وتتضمن هذه العناصر الاخيرة الصوديوم (Na) Sodium والالمنيوم (Al) Aluminum والسليكون (Si) Silicon والكلور (Cl) Clorine والجاليوم (Ga) Gallium والكوبلت (Co) Cobalt.

طرق الكشف Methods of detection

ان العديد من طرق الكشف التي استخدمت في الدراسات الاولى بالنسبة لتغذية النبات لاتزال تستخدم حتى يومنا هذا. وتشمل الطرق التقنية لدراسة تغذية النباتات معملياً في العالم اجمع طرق مثل تحليل رماد النباتات وكذلك طرق الاستنبات سواء في الوسط المائي او الرملي. الا انه تجدر الاشارة الى ان هذه الطرق قد ادخل عليها العديد من التحسينات والتدقيق.

تحليـــل الرمـــاد Ash analysis

من الاساليب المعقولة لاستقصاء وجود العناصر المعدنية فى النبات هى طريقة تعريض الاخير لدرجات حرارة عالية (حوالى 600م°) ثم تحليل الرماد المتبقى للكشف عن مكوناته. اذ لا يتبقى فى الرماد غير العناصر المعدنية mineral elements اما المركبات العضوية organic compounds فتتحلل بفعل الحرارة وتهرب على شكل غازات. حيث ان العناصر الاساسية (الكربون والاوكسجين والهيدروجين) فتخرج بناء على ذلك على شكل ثانى اوكسيد الكربون Co_2 وبخار الماء والاوكسجين. وعلاوة على هذه العناصر الاخيرة وهى الكربون والاوكسجين والهيدروجين فأن عنصر النيتروجين ايضاً لا يمكن الكشف عن كمياته بدقة بواسطة هذه الطريقة وذلك لان بعضاً من هذا الغاز يخرج على شكل غاز الامونيا Ammonium او النتروجين. أما العناصر المعدنية الاخرى المكونة للنبات والتي قد سبق إن امتصها من التربة فتتواجد فى رماد النبات. يُوضح الجدول (13-1) مثالاً لنتيجة تحليل رماد الذرة Zea mays ومكوناته المعدنية.

على الرغم من انه ربما يعتقد ان تحليل رماد النبات للكشف عن عناصره المعدنية

جدول (13-1) : تحليل رماد نوع من نباتات الذرة Pride of Saline corn ، زرع في منهاتن، كنساس.*

العناصر Elements	الوزن بالجرام Weight, grams	النسبة من إجمالي الوزن الجاف Total dry weight%
نتروجين	12.2	1.459
فسفور	1.7	0.203
بوتاسيوم	7.7	0.921
كالسيوم	1.9	0.227
مجنيسيوم	1.5	0.179
كبريت	1.4	0.167
حديد	0.7	0.083
سليكون	9.8	1.172
الومينيوم	0.9	0.107
كلور	1.2	0.143
منجنيز	0.3	0.035
عناصر غير محددة	7.8	0.933

* عن كتاب ميللر Miller، فيسيولوجيا النبات، 1938، دار ماجروهيل، بإذن خاص (بالانجليزية).

يعتبر طريقة لتحديد الكميات النسبية للمكونات المعدنية للنبات الا انه تجدر الاشارة هنا الى ان هذا التحليل ما هو الا طريقة تقديرية. اذ ان هناك العديد من المتغيرات التى تحول دونما ان يعطى هذا التحليل نتائج دقيقة يعول عليها. فعلى سبيل المثال قد يتسبب ارتفاع درجات الحرارة الى التبخر او التصعيد vaporization or sublimation اى تحول بعض المواد من حالتها الصلبة الى الغازية. وعلى وجه العموم لا تتواجد العناصر بدرجة عالية من النقاوة فى الرماد ولكنها تكون فى الغالب على شكل اكاسيد Oxides. كما وان التحاليل الكمية والنوعية للرماد للكشف عن وجود مختلف العناصر يعتمد فى الاساس على معالجات كيميائية مختلفة. ولذلك فأن تراكم الخطأ الناتج عن كل هذه الحقائق يصبح كبيراً بدرجة تحول دون التعويل بشدة على المعطيات الكمية المستحصل عليها من تحليل رماد انسجة النبات.

الزراعة فى المحاليل Solution cultures

لم يتردد العلماء كثيراً فى تقرير الاستحالة العملية لاستخدام التربة كوسط لانبات النباتات لاجراء العديد من الدراسات للوقوف على احتياجات النبات من العناصر المعدنية. فهناك استحالة مادية لتخليص التربة من كل مكوناتها المعدنية التى يستخدمها النبات لنموه ومن ثم اضافة هذه العناصر المعدنية بالكميات الكافية لتغذية النبات عبر جذوره. وبدلاً من ذلك فأن استخدام المحاليل للاستنبات توفر وسيلة عظيمة للتحكم فى كميات ونسب الاملاح المعدنية التى تعطى للنبات فى أى من هذه التجارب. كما وان هناك سببان وجيهان آخران لاستبدال استنبات النباتات فى التربة باستنباتها فى محاليل لأجراء تجارب التغذية المعدنية هما خواص الماء الرائعة فى اذابة العناصر وكذلك السهولة النسبية لتخليص الماء من معظم التأثيرات الملوثة الاخرى.

يمكن اجراء دراسات كمية جيدة للوقوف على احتياجات النبات من العناصر الغذائية المعدنية وذلك باستخدام الماء كبيئة للاستنبات. ومع ذلك فيجب ايلاء اهتمام كبير والاعتناء ببعض التفاصيل الصغيرة وذلك بهدف الوصول الى نتائج مرضية. فبسبب امكانية التوصل لنمو مرضى عن طريق استخدام كميات ضئيلة للغاية من العناصر النزرة تظهر باستمرار مشاكل التلوث بهذه العناصر. ويعتبر الوسط المحيط بالجذر بعض مصادر التلوث هذا، جنباً الى جنب مع المواد الكيميائية المستخدمة وكذلك الاوعية

المستخدمة فى الزراعة، وكذلك الماء والات القطع والبذور وكذلك الاتربة العالقة فى الهواء المحيط. ومن الواضح ان الاستبعاد الكامل لهذه العناصر الملوثة وتأثيرها يعتبر من الاستحالة بمكان، الا انه يمكن التقليل من فعلها للحد الادنى.

لقد اسفرت الكثير من الدراسات عن الوقوف على حقيقة أن أفضل الأوعية الحاوية لمحاليل الاستنبات يجب ان تكون مصنوعة من زجاج سليكات البورون Borosilicate او البولى اثلين الطبيعى Natural polyethylene (20). ورغماً عن استخدام مثل هذه المواد الا انه يتوقع حدوث بعض التلوث ومثالاً على ذلك هو وجود مادة البورون فى زجاج سليكات البورون، بل وربما وجود الموليبدينيوم والكوبلت فى البولى اثلين polyethylene. كما وان الماء الذى سبق تقطيره فى اوعية معدنية سوف يكون ملوثاً بنزر يسير من النحاس والزنك والموليبدينيوم. وسوف يكون من الواجب اعادة تقطير الماء فى أوعية مصنوعة تماماً من زجاج سليكات البورون لكى يتم التخلص من الشوائب هذه (43، 55). هناك طريقة مرضية اخرى لتخليص الماء من العناصر الملوثة النزيرة وهى تمريره فوق راتنجات تبادل الايونات الموجبة والسالبة Cation and anion exchange (21) resins.

لقد كانت المواد الكيميائية بادئة ذى بدء المستخدمة فى التغذية النباتية هى المصدر الاساسى للتلوث. وكان يجب ان تنقى هذه المواد الكيميائية بوسائل مختلفة قبل اثبات نقص العنصر النزرى المعين. إلّا أنه من الممكن اليوم شراء هذه المواد الكيميائية بمواصفات نقاء كافية لاجراء مثل هذه الدراسات، ومع ذلك فأن هذه العناصر سوف يكون فيها بعض شوائب نزرية اخرى.

ويمكن للمرء ان يلاحظ من خلال المناقشة التى اجريناها اعلاه ان غالبية الصعوبات المتعلقة بدراسات التغذية المعدنية للنبات تكون داخلة ضمن التلوث بالعناصر النزرية. الا انه يمكن اجراء الدراسة على مدى النقص الحادث فى عناصر التغذية الاساسية بسهولة كبيرة وذلك بسبب الكميات الكبيرة نسبياً التى يحتاجها النبات لنموه الطبيعى من هذه العناصر. وفى هذه الحالة تكون الكميات القليلة من التلوث ليست ذات تأثير كبير ولا تشكل معضلة.

ومع ايلاء المشكلات المبينة اعلاه الاهتمام الواجب تكون الخطوة التالية هى اعداد كميات مركزة جاهزة للاستخدام من محاليل الاملاح غير العضوية التى تحتوى على العناصر الضرورية لنمو النبات بصورة طبيعية. وعندما يتم تحضير المحاليل الضرورية كل على حدة وكذلك وجود الاوعية المناسبة للزراعة، تملأ هذه الاوعية بالماء غير المتأين Deionized ، فأنه يمكن تحضير محاليل التغذية الضرورية وذلك بالبساطة التالية بان تضاف النسبة المعينة والصحيحة من المحاليل المعدنية الضرورية من المحاليل المحضرة المركزة الى الماء. ولقد اجريت بعض الدراسة لتجهيز عدد معين من الصيغ المرضية لتناسبات محاليل التغذية. ويوضح الجدول (13-2) صيغتين من هذه الصيغ.

ويمكن الاخذ باحدى هتين الصيغتين وحذف نسبة احد عناصر التغذية المبينة واعداد محلول من مكونات العناصر الاخرى وبالتالى يمكن ملاحظة الظواهر التى تطرأ على النبات نتيجة لنقص العنصر المحذوف واجراء الدراسة على ذلك. ويمكن غمس جذور النباتات موضع الدراسة فى المحلول الغذائى مع اتاحة الفرصة لساق النبات للخروج خلال فتحة موجودة فى القرص الذى تزرع عليه النباتات. ولتثبيت النبات فى وضع افقى يمكن تثبيت الساق فى الفتحة بواسطة مادة مثل القطن. ويجب تغطية الوعاء وذلك لمنع تأثير وجود العناصر الملوثة فى الجو المحيط بسبب وجود الاتربة العالقة فيه. ولتوفير نمو حسن للمجموعة الجذرية وكذلك لمساعدته على امتصاص المحاليل المعدنية يستلزم الامر امداد المحلول بالهواء اى عملية تهوية. يوضح الشكل (13-1) رسماً تخطيطاً لانماء النبات فى محلول غذائى.

الزراعة فى الرمل Sand Cultures

يعتبر استخدام الاوساط الصلبة مثل الرمل او الكوارتز المسحوق crushed quartz على وجه العموم من الطرق الاسهل فى التعامل معها بالمقارنة بالاوساط السائلة. ومن جهة اخرى فأن مشاكل تنقية مثل هذا الوسط تكون اصعب بكثيراً عنها فى حالة السوائل. الا انه يمكن اليوم الحصول على الرمل السليكى silica

جدول (2-13) : تركيب محلولين غذائيين

(1)

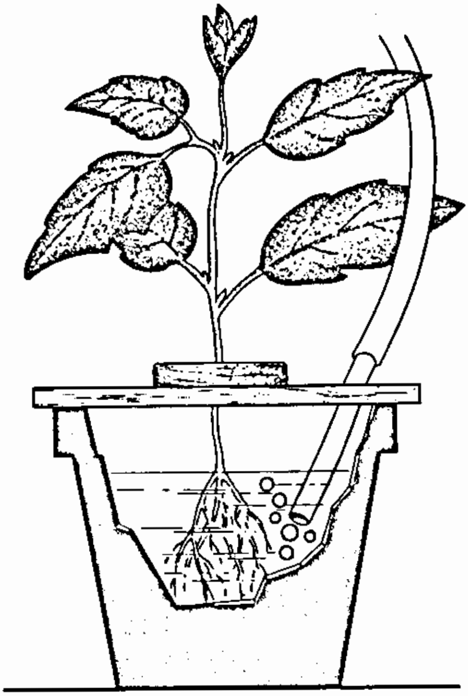
الملح	جرام/لتر	الملح	ملليجرام/لتر
KNO_3	1.02	H_3BO_3	2.86
$Ca(NO_3)_2$	0.492	$MnCl_2.4H_2O$	1.81
$NH_4H_2PO_4$	0.23	$CuSO_4.5H_2O$	0.08
$MgSO_4.7H_2O$	0.49	$ZnSO_4.7H_2O$	0.22
		$H_2MoO_4.H_2O$	0.09
		$FeSO_4.7H_2O$ 0.5%	0.6 ملليلتر/لتر
		0.4% حامض الترتاريك Tartatic acid	(ثلاث مرات أسبوعياً)

(1) أخذ تركيب المحلول عن آرنون وهوجلاند Arnon and Hogland ، 1940 ، مجلة علوم التربة 463:50..

(2)

الملح	جرام/لتر	جزء في المليون PPM	ملليمول/لتر
KNO_3	0.505	K, 195; N, 70	5.0
$Ca(NO_3)_3$	0.820	Ca, 200; N, 140	5.0
$NaH_2PO_4.2H_2O$	0.208	P, 41	1.33
$MgSO_4$-$7H_2O$	0.369	Mg, 24	3.0
Ferric citrate	0.0245	Fe, 5.6	0.1
$MnSO_4$	0.002230	Mn, 0.550	0.01
$CuSO_4.5H_2O$	0.000240	Cu, 0.064	0.001
$ZnSO_4.7H_2O$	0.000296	Zn, 0.065	0.001
H_2BO_3	0.001860	B, 0.370	0.033
$(NH_4)_6Mo_7O_{24}.4H_2O$	0.000035	Mo, 0.019	0.0002
$CoSO_4.7H_2O$	0.000028	Co, 0.006	0.0001
NaCl	0.005850	Cl, 3.550	0.1

(2) أخذ تركيب المحلول عن هيويت Hewitt، 1963 من كتاب، ستيوارد Steward ، فسيولوجيا النبات (بالانجليزية) نيويورك Academic press .



شكل 13-I : رسم يوضح نباتاً ينمو فى محلول غذائى، لاحظ طريقة التهوية.

sand أو الكوراتز المسحوق بنسبة نقاوة عالية وذلك بالنظر للنسب الضئيلة لما يحتويه من العناصر النزرية. لقد نتجت زيادة الاهتمام بالاوساط الصلبة من كون ان الجذور تنبت فى بيئة اقرب الى الطبيعة، كما لا تحتاج النباتات لوسائل لتثبيتها فى هذه الطريقة. وفى هذه الطريقة تضاف المحاليل الغذائية الى الوسط الصبب بوسائل ثلاثة مختلفة: الاولى بصب المحلول الغذائى فوق البيئة الصلبة (وتسمى فى هذه الحالة بالزراعة الموحلة slop culture)، او بتنقيط المحلول فوق السطح (وتسمى بالزراعة بالتنقيط Drop culture)، أو بدفع المحلول الغذائى فى قاع الوعاء الحاوى (وتسمى بالرى التحتى subirrigation). وفى الانظمة الثلاثة السابقة يصرف بعض المحاليل المضافة من خلال فتحة فى قاع الوعاء. اما فى حالة الرى التحتى فيجمع المحلول فى وعاء ويعاد استخدامه من جديد. ويمكن ربط جهاز الضخ فى هذه المنظومة بآلية ميقاتية تنظم بحيث تتم عملية الرى دورياً الى الرمل.

ومن بين الانظمة الثلاثة السابقة يعتبر النظام الاول هو الاسهل فى الاستخدام، الا انه الاقل فى التحكم فى العملية. وبالنسبة للتنقيط فيمكن تنظيم العملية بحيث تكون كمية المحلول المضافة مساوية لكمية المحلول المصروفة او الخارجة. وتسمح هذه الطريقة بحدوث امداد مستمر للمحلول الغذائى وبتحكم جزئى فى كمية المواد الغذائية الواصلة للمجموعة الجذرية. كما ويمكن تنظيم النظام الاخر وهو نظام الرى التحتى بحيث تعمل آلياً، من هنا يجرى التحكم الجزئى فى كمية المواد الغذائية الواصلة لجذور النبات. ولذلك يعتبر نظام الرى التحتى هو النظام الاكثر تفضيلاً من بين الانظمة الثلاثة المشار اليها، الا ان هذا النظام يعتبر الأعلى تكلفة والأصعب من حيث الضبط الابتدائى.

وجود العناصر المختلفة Occurrence of the various elements

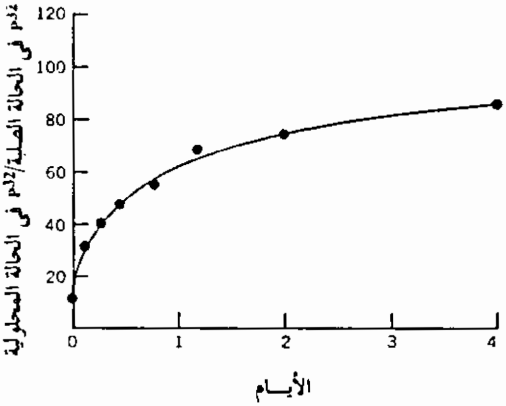
بسبب الاهمية العالية النسبية لعناصر الكربون والاكسجين والنيتروجين بالنسبة للنبات وكذلك احتوائه على نسب عالية منها فلن نتحدث عن هذه العناصر فى هذا الفصل ولكن سوف نخصص فصول اخرى منفصلة للحديث عنها.

الفوسفور Phosphorous

يوجد الفوسفور فى التربة فى صورتين عامتين، صورته العضوية وصورته غير العضوية. اذ ربما يوجد الفوسفور فى الصورة العضوية فى الحامض النووى nucleic acid وفى الدهنيات الفوسفورية phospholipids واخيراً فى فوسفات الاينوسيتول inosital phosphates وهى مركبات شائعة فى الجزء العضوى من التربة وحسب معلومات المؤلف فلا توجد تقارير تثبت ان النبات يمتص الفوسفور العضوى، سواء من التربة فى طورها الصلب او السائل. وبناء على ذلك يكون الفوسفور العضوى هو بمثابة شكل لا يستخدم من العنصر بالنسبة للنبات. غير انه يجب التنويه بان المركبات العضوية ربما تتحلل decomposed ويتحرر منها الفوسفور بشكله الغير عضوى وبذلك يستخدمه النبات.

وكما اشار البحث الذى قام به العالم ويكلاندر Wiklander (57) فأن غالبية الفوسفور الموجود فى محلول التربة يكون موجوداً فى شكله غير العضوى وهو فى الاساس على صورة ايونات الفوسفات $H_2PO_4^-$ وكذلك HPO_4^{-2}، وتعتمد الكمية من نوعى الايونات هذه على نسبة تركيز أيونات الهيدروجين فى المحلول الذى يعبر عنه بالـ pH. فكلما قل الـ pH (اى زيادة تركيز ايون الهيدروجين) يزيد وجود ايون الـ H_2PO_4 وعلى العكس كلما زاد الـ pH يزيد معه وجود أيون الـ HPO_4^{-2}.

تزداد شدة امتزاز (التجمع السطحى) adsorption ايونات الفوسفات من قبل الطور الصلب للتربة، مما ينتج عنه نسبة تركيز واطئة من الفوسفات فى محلول التربة. لقد كشف العمل النظير المشع للفوسفور Radioactive phosphorous كشف النقاب عن ان تفاعلات التبادل المستمرة تحدث بين ايونات الفوسفات اللاعضوية الحرة الموجودة فى محلول التربة وبين أيونات الفوسفات الممتزة على التربة فى طورها الصلب solid phase (34، 39، 40). يوضح الشكل (2-13) المعطيات الناتجة عن دراسة التفاعلات التبادلية للفوسفور بين طورى التربة السائل والصلب.



شكل 2-13 : وقعت نسبة الفوسفور المعلم P^{32} فى حالته الصلبة solid phase إلى حالته المحلولية solution phase، بالنسبة للزمن الذى يعقب إضافة كمية ضئيلة من P^{32} بصورة الأورثوفوسفات اللاعضوى inorganic orthophosphate إلى معلق من تربة كاريبو Caribou soil . (عن ماك أوليف McAuliffe وآخرين.

Soil Sci. Soc. Am. Proc., 12:119 ، 1948

لقد تحصل العالم ماكاليف McAuliffe واخرين (34) على المعطيات الموجودة فى الشكل (13-2). اذ وضعت عينة من التربة أولاً فى ماء لمدة اربعة ايام وذلك لاتاحة الفرصة الكافية للفوسفات الموجودة فى التربة فى الاصل سواء فى الحالة الصلبة او الحالة السائلة للاتزان. واضيف الى المجموعة مقدار ضئيل من النظير المشع للفوسفور اللاعضوى (^{32}P)، وكما يبين الشكل (13-2) حيث ان النسبة الغالبة من الفوسفور المشع ^{32}P قد امتزت على الحالة الصلبة يمكن ان نقول ان الاتزان قد وقع بين الفوسفور فى حالتيه الصلبة والسائلة فى التربة، وان غالبيته قد امتزت على الحالة الصلبة solid phase.

توفر الفوسفور Availability of phosphorus : هناك بعض العوامل المتحكمة فى توفر الفوسفور. ونذكر هنا من اهمها التالى:

1- الرقم الهيدروجيني pH لمحلول التربة 2- الالمنيوم والحديد المذايبن فيها 3- الكالسيوم المتاح.4- التبادل الايونى فى السالب Anion exchange 5- وجود الاحياء الدقيقة Microorganisms.

1- الرقم الهيدورجيني pH لمحلول التربة: pH of the soil solution توجد ثلاث اشكال مختلفة من أيونات الفوسفور تتواجد حسب طبيعة الرقم الهيدروجيني PH لمحاليل الترب. ففى ظل الحموضة العالية يعتبر الشكل الاحادى التكافىء monovalent form ($H_2PO^-_4$) هو الشكل الشائع، أما الشكل ثنائي التكافىء divalent form (HPO^{-2}_4) فتوجد فى المدى البينى لنسبة تركيز ايونات الهيدروجين، فى حين ان الشكل ثلاثى التكافىء trivalent (PO^{--3}_4) form فيوجد فى ظل الظروف القلوية Alkaline conditions. ومن هنا نجد فى حالة القراءة الوسطية للـ pH نجد ان هناك امكانية لتواجد صيغتين ايونيتين للفوسفات فى هذا الوسط. وبناء على ذلك فعندما يكون مقدار الرقم

الهيدروجيني 6 يمكن ان نجد كل من الشكلين الاحادى والثنائى التكافىء لايونات الفوسفات موجودة فى محلول التربة.

يمتص النبات الفوسفور فى شكله المتأين Ionic form . رغماً عن ذلك كما سبق وان ذكرنا فأن الفوسفات يمتز بشكل ثابت وقوى، وبهذا يكون الامداد بايونات الفوسفات محدوداً للغاية بالنسبة للنبات.

2- الالمنيوم والحديد المذابان: Dissolved aluminum and iron فى ظل الظروف الحامضية للغاية فأنه توجد كمية كافية من الالمنيوم والحديد المذابين تكفى لترسب الفوسفات على صورة فوسفات الحديد وفوسفات الالمنيوم، وهو شكل من اشكال تواجد الفوسفور غير متاح او جاهز لاستخدام النبات. هناك شواهد قوية تدل على تفاعلات الترسيب المرتبطة بوجود كل من الالمنيوم والحديد (14، 24). يتفاعل ايون الفوسفات مع $Al(OH)_3$ و $Fe(OH)_3$ على الوجه التالى:

$$AL(OH)_3 + H_2PO^-_4 \rightarrow Al(OH_2) + H_3PO_4$$

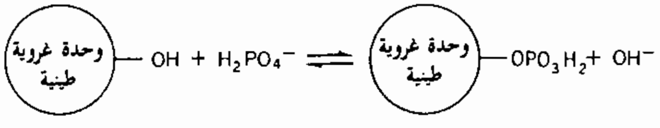
$$Fe(OH)_3 + H_2PO^-_4 \rightarrow Fe(OH_2) + H_3PO_4$$

3- الكالسيوم المتاح: Available calcium ربما يتفاعل الكالسيوم مع الاشكال الثلاثة لايونات الفوسفات حيث تعطى أملاح فوسفات الكالسيوم الاحادية monocalcium phosphate $[Ca(H_2PO_4)_2]$ وفوسفات الكالسيوم الثنائية (Ca_2HPO_4) dicalcium phosphate وفوسفات الكالسيوم الثلاثية $[Ca_3(PO_4)_2]$ tricalcium phosphate. تمثل فوسفات الكالسيوم الاحادية شكلاً من اشكال الفوسفور المتاح للنبات، وذلك بسبب سهولة ذوبانه فى الماء. وعلى الرغم من أن فوسفات الكالسيوم الثنائية تذوب قليلاً فى الماء الا انها سيتحرر منها كمية من الفوسفور يأخذه النبات ايضاً، اما عن فوسفات الكالسيوم الثلاثية التى تتكون فى ظل الظروف القلوية فأنها سوف ترسب الفوسفات فى صورة غير قابلة للذوبان تقريباً، وبذلك تكون غير متاحة للنبات. ويتصرف المغنيسيوم بنفس طريقة الكالسيوم تقريباً اذ يكون فوسفات المغنيسيوم الاحادية والثنائية والثلاثية Mono-, di-, and trimagnesium phosphates على التوالى.

ان وجود كميات كبيرة من الكالسيت calcite (كاربونات الكالسيوم البلورية $CaCO_3$) فى الترب القلوية الجافة يخلق مشكلة كبيرة أمام امدادات النبات بما تحتاجه من الفوسفور. يضاف الفوسفور عادة للترب التى تفتقره فى صورة سوبر فوسفات Superphosphate. ويحتوى السوبر فوسفات على كميات من الفوسفور المتاحة لتغذية النبات مثل فوسفات الكالسيوم الحامضية $(CaH_2PO_4)_2$ تلك التى تتفاعل مع كربونات الكالسيوم $(CaCO_3)$ لتكوين فوسفات الكالسيوم $Ca_3(PO_4)_2$ غير الذائبة. وبهذه الطريقة يكون الفوسفور المضاف الى الترب القلوية التى تحتوى على الكالسيت $(CaCO_3)$ غير ذات جدوى لعدم اتاحتة للنبات كما تم ايضاحه.

ان اهمية الرقم الهيدورجينى pH بالنسبة لاتاحة الفوسفور للنبات قد بيناها بدقة فى المناقشة السابقة. وتعتبر درجة اتاحة الفوسفور للنبات فى الترب الحامضية درجة محدودة بسبب وجود الحديد والالمنيوم القابلين للذوبان، وتعتبر درجة الاتاحة هذه فى الترب القلوية محددة بسبب تكوين املاح فوسفات الكالسيوم غير القابلة للذوبان. ومن هنا نستخلص انه من الواضح ان افضل النتائج للتغذية بالفوسفور يمكن الحصول عليها فى الترب التى يتراوح فيها الرقم الهيدروجينى pH بين 6 و 7.

4- تبادل الايونات السالبة: Anion exchange ربما يحدث تبادل الايونات السالبة بين العناصر المعدنية الموجودة فى الجزىء الغروى micelle للتربة وبين ايونات الفوسفات. وهو تفاعل يشابه كثيراً ذلك الذى يدخل فيه كل من هيدروكسيد الالمنيوم وهيدوركسيد الحديد. ومن هنا يحل ايون الفوسفات السالب $H_2PO_4^-$ محل الايون السالب للهيدروكسيل الموجود على سطح الجزىء الغروى، وذلك فى ظل ظروف حامضية معتدلة.



ان اضافة ايونات الهيدوكسيل للتربة مثلما يحدث فى عمليات التجيير liming operation، سوف يغير من مسار التفاعل الى اليسار بما يفرج عن الايون السالب للفوسفات. ثم ان الجير الحى المضاف الى التربة الحامضية سوف ينتج الفوسفات ايضاً، وعلاوة على ذلك سوف تتسبب اضافة الجير للتربة الحامضية فى رفع الرقم الهيدورجينى pH بها، وبالتالى ينتج اتاحة الفوسفات من مركبات الالمنيوم والحديد المعقدة. هذا مع العلم ان المبالغة فى عملية التجيير ربما تحدث زيادة فى نسبة تركيز ايونات الهيدروجين بما يتعدى 7 بما يتسبب فى اعادة ربط الفوسفات فى شكل غير قابل للذوبان اى فوسفات الكالسيوم Calcium phosphate.

5- وجود الاحياء الدقيقة: Presence of microorganisms تحتوى الترب الغنية بالمواد العضوية organic matter باعداد هائلة من الاحياء الدقيقة وربما يتسبب ذلك فى ان يحدث «التثبيت البيولوجى Biologically fixed لنسبة مرموقة من الفوسفات غير العضوية فى ظل هذه الظروف. اذ ان الفوسفور الذى جرى تثبيته مؤقتاً فى التراكيب العضوية Organic structures للاحياء الدقيقة سوف يرجع الى التربة فى شكل مرتبط Bond form. وبعد تزويد التربة بالاملاح المعدنية يستعيد النبات الانتفاع بالفوسفات هذه.

الكالسيوم Calcium

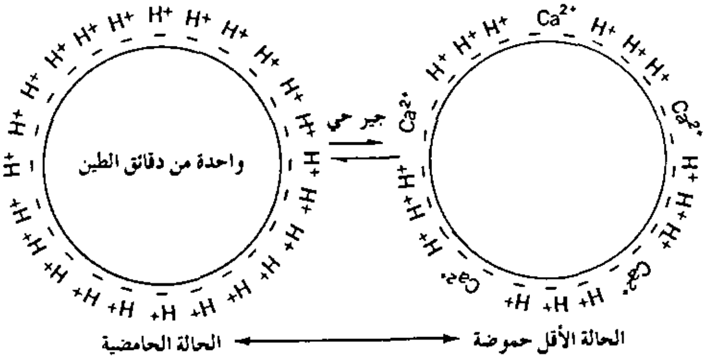
يعتبر الكالسيوم على وجه العموم هو الايون الموجب الرئيسى للتبادل فى الترب الخصبة Fertile soils (33) . ومع ذلك فأن الجزء الاكبر من الكالسيوم فى التربة يوجد بصورة غير قابلة للتبادل ذلك لانه يكون مرتبطاً كيميائياً بالاملاح المعدنية الاولية مثل الانورثايت Anorthite ($CaAl_2Si_2O_8$) (وهو خام من سليكات الالمنيوم والكالسيوم. من خلال عوامل التعرية يمكن للكالسيوم ان يصبح متاحاً. لقد سبق وذكرنا وجود الكالسيت Calcite (كاربونات الكالسيوم البلورية) ($CaCO_3$) فى الترب شبه القاحلة والترب القاحلة فى المناطق القاحلة، كذلك ذكرنا فوسفات الكالسيوم غير القابلة للذوبان الموجودة عموماً كاملاح

فى الترب القلوية Alkaline soils. وتعتبر بعض املاح الكالسيوم هذه متاحة للنبات وذلك بالاعتماد على قابليتها للذوبان ودرجة قلوية التربة.

تمتز Adsorbed الغالبية من الكالسيوم القابلة للتبادل فى التربة وذلك على سطح الجزئيات الغروية clay micelles. وعلى وجه العموم يعتقد ان هذه الجزئيات الغروية هى اجسام قرصية discshaped bodies الشكل تغلفها طبقة سطحية من الشحنات السالبة. كما وانه يمكن القول بان الجزىء الفردى يعتبر بوجه عام ذا شحنة سالبة تجتذب اليها الايونات موجبة الشحنة cations مثل ايونات H^+، Ca^{2+} وذلك بشدة ملحوظة، كما وان هذه الايونات الموجبة تكون مستعدة تماماً لان تمتز على سطح الجزئيات الغروية شكل (3-13).

علينا ان ننوه ان التفاعل الموجود فى شكل (3-13) هو تفاعل عكسى. ويعنى هذا انه اذا ما ارتفعت نسبة تركيز الهيدروجين بحدث بالتبعية الافراج عن ايونات الكالسيوم. وتحل محلها ايونات الهيدروجين. وتسمى هذه الظاهرة بظاهرة التبادل الايونى الموجب Cation exchange.

وربما يجرى ايضاً امتزاز أيونات موجبة اخرى مثل أيونات المغنيسيوم (Mg^{2+}) والصوديوم (Na^+) والبوتاسيوم (K^+) وذلك على أسطح جزيئات التربة الغروية clay micelles. غير انه يظهر ان الكالسيوم (Ca^+ هو الاكثر نشاطاً فى هذا الشأن.



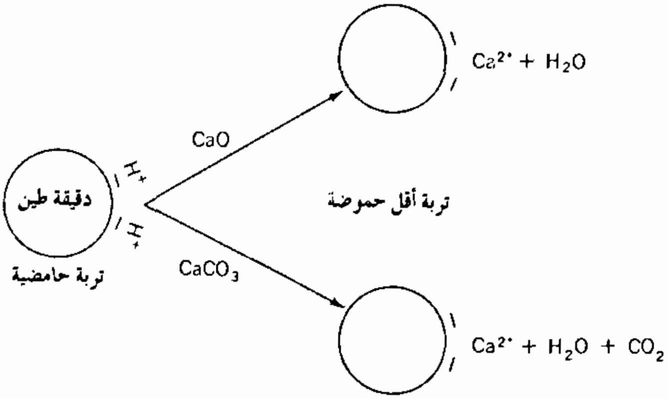
شكل 3-13: تأثير التجيير على دقائق الطين clay micelles لتربة حامضية. يحدث الكتيونات (الأيونات الموجبة) مع امتزار adsorption بعض من الكالسيوم Ca^{++} على سطح الواحدة من دقائق الطين.

التجيير Liming : لقد سبق وان ناقشنا بعض الخصائص غير المرغوبة فى الترب الحامضية وانصبت مناقشتنا على وجه الخصوص على نشاط مركبات الالمنيوم والحديد القابلة للذوبان تلك التى تسعى لربط ايونات الفوسفات الحرة. ماذا علينا ان نفعل فى سبيل معالجة الظروف الحامضية غير المناسبة للتربة.

يعتقد ان احد الاسباب الرئيسية لحموضة التربة هو النقص فى وجود الايونات الموجبة المعدنية القابلة للتبادل مع غلبة ايونات الهيدورجين القابل للتبادل. ان اضافة الايونات الموجبة مثل ايونات الكالسيوم او المغنيسيوم يمكن أن يخفف ويهدأ من حموضة التربة وبجانب هذا يعتبر امداداً لها بالعناصر الضرورية المطلوبة. كما وتعتبر اضافة الجير الحى الى التربة هى من اكثر الوسائل فعالية واقتصادية للتحكم فى قيمة الرقم الهيدروجينى pH للتربة. يعتبر الجير عند الكيميائى هو أوكيد الكالسيوم calcium oxide (CaO) ولكن الجير بالنسبة للمزارع يعنى مركب يحتوى على الكالسيوم أو المغنيسيوم القادر على مقاومة الآثار الضارة للتربة الحامضية (37).

كما سبق وقلنا فأن التربة الحامضية تحتوى على جزيئات غروية micelles تسود فيها ايونات الهيدروجين القابلة للتبادل والممتزة على أسطح هذه الجزيئات - وباضافة مركبات الجير مثل كاربونات الكالسيوم ($CaCO_3$) أو اوكسيد الكالسيوم (CaO) تحل ايونات الكالسيوم محل الكثير من ايونات الهيدروجين. وعلاوة على ذلك ترتبط أيونات الهيدروجين المفرج عنها لتكون ماء. والنتيجة النهائية هى زيادة مقدار الرقم الهيدروجينى (pH)، ثم زيادة الامداد بايونات الكالسيوم القابلة للتبادل (شكل 13-4).

على القارىء ان يستوعب الآثار الضارة لعملية التجيير بجانب آثارها النافعة. فالمبالغة فى تجيير التربة ربما يؤدى الى ارتفاع فى مقدار الرقم الهيدروجينى (PH) فيها بما يتعدى الرقم 7. ففى الترب الرملية على سبيل المثال الذى يغيب فيها التأثير المنظم الواقى والحادث فى وجود المواد العضوية يحدث الكثير من الآثار الضارة عند المبالغة فى التجيير. لقد سبق وناقشنا اعلاه ميل الكالسيوم والفوسفات لتكوين املاح فوسفات الكالسيوم غير القابلة للذوبان فى ظل الظروف القلوية بما يودى بالكالسيوم والفوسفات أن يصبحا غير متاحين



شكل 4-13: وقوع تبادل الكيتونات بين أيونات الكالسيوم والهيدروجين الناتجة عن معالجة التربة الحامضية بمركبات الجير.

للنبات. وعلاوة على ذلك فبارتفاع مقدار الرقم الهيدروجينى (pH) الى ما يزيد عن الـ 7 تقل بالتأكيد درجات اتاحة عناصر مثل المنغنيز والحديد والزنك والنحاس وتقل نسبة اتاحتها للنبات (30، 31). كما وتتأثر أيضاً بالنقصان نسبة اتاحة البورون للنبات بواسطة المبالغة فى التجيير.

المغنيسيوم Magnesium

يوجد المغنيسيوم فى التربة بصورة قابلة للذوبان فى الماء وقابلة للتبادل ومثبتة. كما يوجد فى الاملاح المعدنية الابتدائية primary minerals (10). والمغنيسيوم مثله مثل الكالسيوم يعتبر ايوناً موجباً cation قابل للتبادل، الا انه يوجد بكمية أقل كثيراً من الكالسيوم. ولذلك تكون كمية الممتز منه على جزيئات التربة الغروية اقل كثيراً، بما يؤدى الى انخفاض فى مقدار اتاحته للنبات اثناء التبادل الايونى الموجب cation exchange. توجد نسبة كبيرة جداً من مغنيسيوم التربة فى صورة سليكات المغنيسيوم magnesium silicates وهو شكل غير متاح للنبات للاستفادة به. وتتسبب عوامل التعرية الطبيعية فى تحرر المغنيسيوم فى صورة قابلة للذوبان أو فى صورة متاحة للنبات (7). ان اتاحة المغنيسيوم المثبت لاستفادة النبات به والناتج من بعض الاملاح المعدنية قد سبق دراسته من قبل لونج ستاف Longstaff وجراهام Graham (28). ويوضح الجدول

رقم (13-3) بعض المعطيات حول هذا الموضوع.

وكما يبين الجدول (13-3) فان المغنيسيوم المثبت فى الأملاح المعدنية مثل المجنيسايت magnesite (كربونات المغنيسيوم البلورية) ($MgCO_3$) والصخر الأوليفيني olivine [$(MgFe)_2 SiO_4$]، والدولوميت dolomite وهو كربونات الكالسيوم والمغنيسيوم البلورية ($MgCO_3. CaCO_3$)، وجميعها متاحة للنباتات بكميات كافية للنمو. وفي الحقيقة ان الدولوميت ومنتجاته هى الأشهر والاكثر أقتصادية كمصادر لأسمدة المغنيسيوم (17).

توجد المناطق التى تفتقر للمغنيسيوم فى الولايات المتحدة الأمريكية أساساً فى الشريط الساحلى الشرقى ذو التربة الرملية. ويعوض هذا النقص من المغنيسيوم عندما تهيأ هذه الترب للزراعة باضافة مركبات حاوية للمغنيسيوم وذلك بشكل دورى كالدولوميت على سبيل المثال. وعلى ما يبدو فان الترب الموجودة فوق الحجر الرملى sandstones أو الجرانيت granites أو الرمال الساحلية تكون فقيرة الى حد ما بالمغنيسيوم بينما تكون الترب الموجودة على الصخور الأساسية basic rock والحجر الجيرى الدولوميتى dolomitic limestones تحتوى كميات وفيرة من المغنيسيوم (7).

جدول (13-3) : تحليل امتصاص نبات فول الصويا للمجنيسيوم من بعض الأملاح المعدنية في التربة.*

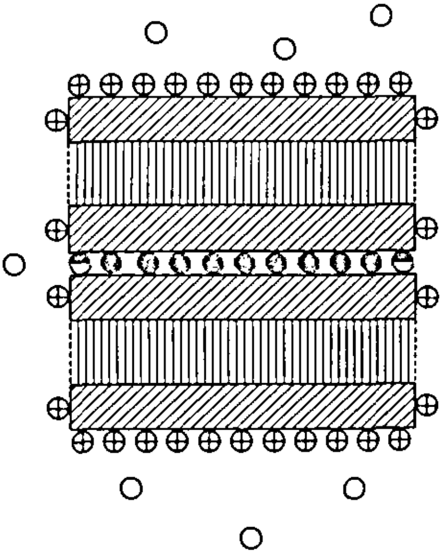
حالة النبات	امتصاص المجنيوم ملليجرام/أصيص	نسبة المجنيسيوم في أنسجة النبات %	الملح المعدني
نقص في المجنيسيوم	16.0	0.16	Check
نقص في المجنيسيوم	17.5	0.15	Honrblende
نقص في المجنيسيوم	21.2	0.19	Talc
طبيعي	41.8	0.20	Magnesite
طبيعي	47.1	0.24	Olivine
طبيعي	51.8	0.29	Dolomite

* عن لونجستاف Longstaff وجراهام Graham، 1951 . Soil Sci. 71:167

البوتاسيوم Potassium

يوجد البوتاسيوم فى التربة فى اشكال ثلاثة أولها غير القابل للتبادل nonexchangeable form أو المثبت fixed الثانى القابل للتبادل exchangeable form والثالث القابل للذوبان soluble form. وعلى الرغم من ان هذا العنصر يتوافر بكميات كبيرة فى التربة الا ان غالبيته يوجد فى الشكل غير القابل للتبادل وبالتالى يكون غير متاح للنبات. وعندما نتحدث عن كون أحد العناصر غير المتاحة للنبات وخصوصاً أذا كان حديثنا منصباً على البوتاسيوم فأننا نعنى أن الانتفاع بهذا العنصر يستحيل على النبات فى شكله الحالى. غير أن نسبة أتاحة البوتاسيوم الموجود فى الأملاح المعدنية الحاملة البوتاسيوم مثل البيوتيت biotite (المايكا السوداء)، والمسكوفيت muscovite (المايكا البيضاء)، والأليت illite تصبح متاحة من خلال عمليات التعرية الطبيعية. وفى حقيقة الأمر يوجد الكثير من الأبحاث التى أستخلصت أن الكمية الكبرى من البوتاسيوم المنزوعة والتى تمتصها تستهلكها المحاصيل من التربة تأتى من مصادر غير قابلة للتبادل أصلاً. يوضح الشكل (5-13) الأشكال المتعددة لوجود البوتاسيوم فى التربة فى وجود الأليت.

لقد درس العالم ويك لندر Wiklander(57) طبيعة والية تثبيت البوتاسيوم



شكل 5-13 : تمثيل تخطيطى للبوتاسيوم المذاب والقابل للتبادل والمثبت والمترابط شبكياً lattice bound على الـillite.

= طبقة من سليكون Si—أوكسجين O

= طبقة من ألومنيوم Al—أوكسجين O— هيدروكسيل OH

○ = ايون البوتاسيوم K^+ فى محلول التربة

⊕ = الترابط الشبكى لأيون البوتاسيوم.

(عن وكلاندر Wiklander، 1958 ورد فى باب التربة من موسوعة فسيولوجيا النبات لرولاند Ruhland وآخرين، برلين، الناشر سبرنجر Springer 118:4).

وتحرره فى صورة متاحة للنبات. فعن طريق غسل leaching التربة وعمليات التعرية يجرى الأفراج أو أطلاق بعض ايونات البوتاسيوم الشعرية lattice potassium. أما الفراغات المتخلفة بعد ذلك والناتجة عن هجرة أيونات البوتاسيوم فيمكن أن يملؤها الكالسيوم والمغنيسيوم أو أيونات الهيدرونيوم (H_3O)مما يؤدى الى زيادة جزئية للاملاح المعدنية ونضوب احتياطات البوتاسيوم وعند تزيود التربة باملاح البوتاسيوم يتم تحرير (الأيونات الدخيلة alien ions) من التركيب الشعرى ويحل محلها أيونات البوتاسيوم المضافة حديثاً. الا أن أيونات البوتاسيوم المثبتة حديثاً لا تكون تامة التثبيت بشكل مضمون مثل أيونات البوتاسيوم الاصلية وبالتالى تصبح أكثر قابلية على أن يستفيد منها النبات.

وهناك توازن موجد بين الأشكال الثلاثة المذكورة للبوتاسيوم نعنى بها ذلك الشكل القابل للتبادل والشكل المثبت والشكل القابل للذوبان.

$$\text{Soluble K} \rightleftharpoons \text{exchangeable K} \rightleftharpoons \text{fixed K}$$

بوتاسيوم قابل للذوبان   بوتاسيوم قابل للتبادل   بوتاسيوم مثبت

ومثل كل عمليات الاتزان يؤدى تغيير نسبة تركيز أى من هذه العناصر المكونة للاتزان الى تغير نحو الأستقرار. فعلى سبيل المثال يؤدى نضوب البوتاسيوم القابل للذوبان فى التربة عن طريق أمتصاص النبات له وكذلك استخدامه من قبل الاحياء الدقيقة microorganisms الموجودة فى التربة سوف يؤدى الى تحرير كميات من البوتاسيوم القابل للتبادل التى تؤدى بدورها إلى الافراج ببطء عن كميات من البوتاسيوم المثبت. وتعتبر هذه الحالة من الحالات المرغوبة وذلك بسبب أنها تؤدى الى اتاحة البوتاسيوم الممتز والبوتاسيوم المثبت للنبات كى تستفيد منه بدلاً من أنها كانت غير متاحة، علماً بأن هذين الشكلين لا يستنفذان بسرعة من التربة.

الكبريت Sulfur

يوجد كبريت التربة أساساً فى جزئها العضوى organic fraction (44) الا أنه

ربما يوجد أيضاً فى الجزء المعدنى من التربة، مثال ذلك فى البايريت Pyrite (ثانى كبريتيد الحديد)، والكوبلتيت cobaltite (وهو خام يحوى كبريتيد وزرنيخيد الكوبلت) والجبس او الجص gypsum، واخيراً فى الأبسوميت epsomite (خام يحتوى على كبريتات المغنيسيوم)، وكذلك فى محلول التربة فى صورة ايونات الكبريتات (SO_4^{2-}). يتناول النبات ما يحتاجه من الكبريت فى صورة أيونات الكبريتات. أن أيونات الكبريتات مثلها فى ذلك مثل أيونات الفوسفات تكون ضعيفة الامتزاز adsorption ويزداد أمتزازها تدريجياً مع قلة مقدار الرقم الهيدروجينى (pH) فى التربة. ومما يشجع الامتزاز هو وجود الأكاسيد المائية hydrated oxides للحديد والالومينيوم (57)، ويعتقد أن أيون الكبريت يحل عموماً محل أيونات الهيدروكسيل فى التربة وتسمى هذه العملية بالتبادل الايونى السالب anion exchange. هناك بعض العمليات مثل التجيير liming تميل الى زيادة نسبة أيونات الهيدورجين فى التربة وذلك عن طريق أضافة أيونات الهيدروكسيل مما يتسبب عن الأفراج عن أيونات الكبريت من جزيئات التربة ويحل محلها فى ذلك أيونات الهيدروكسيل.

يصبح الكبريت العضوى متاحاً لاستخدام النبات من خلال عمليات الاكسدة البايولوجية biological oxidation. فمن خلال نشاطات بعض الاحياء الدقيقة يتحول الكبريت فى شكله العضوى الى أيونات الكبريت وهو الشكل الذى تستطيع النبات الراقية من ان تمتصه. لا تكتفى الاحياء الدقيقة الموجودة فى التربة باكسدة الكبريت العضوى فقط ولكن ايضاً تؤكسد كبريتيدات المعادن sulfide minerals مثل كبريتيد الحديد ferrous sulfide (FeS). فحيثما توفرت التهوية الجيدة good aeration ونسبة الرطوبة المناسبة ودرجة الحرارة الملائمة سرعان مايتم التاكسد الكيمائى لكبريتيد الحديد (FeS) ويتحول الى كبريت عنصرى. ومن ثم يتأكسد الكبريت العنصرى الى الكبريتات عن طريق البكتريا الكبريتية. ان اكسدة كبريتيد الحديد الموجودة فى التربة عبر خطوتين قد تم اثباته من قبل ويك لاندر وآخرون Wiklander et al (58) ويمكن كتابة المعادلات على الوجه التالى:

$$FeS + H_2O + \frac{1}{2}O_2 \xrightarrow[\text{أكسدة كيميائية}]{\text{chemical oxidation}} Fe(OH)_2 + S$$

$$2S + 2H_2O + 3O_2 \xrightarrow[\text{أكسدة بيولوجية}]{\text{biological oxidation}} 2H_2SO_4$$

كما تم الكشف أيضاً عن عملية الأكسدة البيولوجية للبايريت pyrite (FeS_2) في التربة كما أثبت أن حامض الكبرتيك هو الناتج النهائى (57).

أن الهواء المحيط هو أيضاً أحد المصادر الأخرى للكبريت بالنسبة للتربة حيث ان مياه الامطار والثلوج هى التى تساعد فى اضافته للتربة (59). وبالقرب من المراكز الصناعية فأن مقداره فى التربة يصبح ملحوظاً بنفس الطريقة السابقة أن الأمتصاص المباشر لثانى اوكسد الكبريت sulfur dioxide من قبل التربة (وربما النباتات ايضاً) يعتبر مصدراً من مصادر توفر الكبريت للتربة (3).

الحديد Iron

لا تفتقر أنواع التربة عموماً للحديد ولكن ربما تفتقر الى اشكاله القابلة للتبادل والقابلة للذوبان exchangeable and soluble forms. توجد كميات من الحديد متوفرة فى المعادن وفى الاكاسيد المائية hydrated oxides مثل الليمونايت limonite (او اكسيد الحديد المائى) ($Fe_2O_3.3H_2O$) وكذلك فى الصورة الكبريتيدية sulfide form (10). يتوفر الحديد بكثرة بالنسبة للنباتات فى شكله الحديدى ferrous form الا أن النباتات ربما تمتص كميات معتبرة من ايونات الحديد.

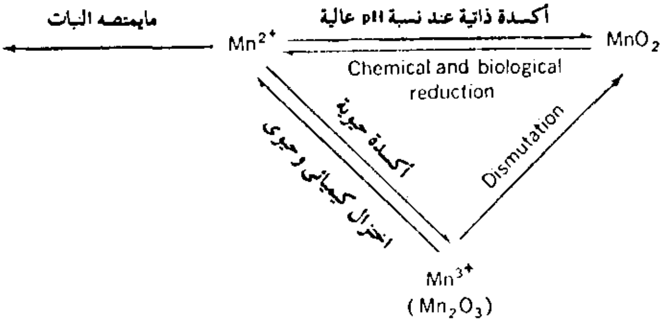
يتحكم الرقم الهيدروجينى (pH) كثيراً فى مدى اتاحة الحديد للنبات. ففى الترب الحامضية تتوفر كميات معتبرة من الحديد المذاب فى محلول التربة والمتاح للنبات. وفى المقابل فإن الحديد فى الترب القلوية أو المتعادلة يعتبر غير قابل للذوبان بشكل كبير. وبالفعل فإن احد اخطار المبالغة فى تجيير التربة يكمن فى الارتفاع فى مقدار الرقم الهيدروجينى مما يسبب ظهور اعراض افتقار النباتات للحديد. ومع ذلك فبالنسبة لانواع الترب التى تفتقر للحديد القابل

للذوبان يمكن أن يتوفر فى هذا العنصر بواسطة التلامس المباشر بين جذور النباتات مع جزيئات التربة الحاوية للحديد (13).

المنغنيز Manganese

بناء على الابحاث التى أجراها ليبر Leeper (25) يمكن أن يوجد المنغنيز فى التربة على الصور الثلاثة التالية: ثنائى التكافىء bivalent وثلاثى التكافىء trivalent أو رباعى التكافىء tetravalent. وربما يوجد الايون الثنائى التكافىء فى محلول التربة أو فى صورة أيون قابل للتبادل ممتز adsorbed على غروانيات التربة soil colloids علما بأن كلا الشكلين متاح لانتفاع النبات به. ان الايون ثنائى التكافىء والقابل للتبادل يعتبر مهماً بالنسبة للتغذية بالمنغنيز، ذلك بسبب ندرة الكميات المذابة من المنغنيز فى مياه التربة (54). ان غالبية المنغنيز الموجود فى التربة يكون مرتبطاً بمركبات غير قابلة للذوبان فى الشكلين ثلاثى التكافىء ورباعى التكافىء وبنسبة أقل فى شكله الثنائى التكافىء، وبهذا يكون غير قابل للتغيير وبمعنى آخر غير متاح للنبات. كما وان المنغنيز المتحد فى صورته العضوية يعتبر غير متاح للنبات أيضاً. ان النسبة العظمى من المركبات غير القابلة للذوبان تعتبر اكاسيد رباعية التكافىء وثلاثية التكافىء للمنغنيز.

وحيث ان الشكل المختزل للمنغنيز (الايونات ثنائية التكافىء bivalent ions) هو الذى يمتص بواسطة النباتات تصبح الترب الحامضية ضعيفة التهوية هى المفضلة بالنسبة لاتاحة المنغنيز للنبات. وفى ظل هذه الظروف يمكن ان يختزل الشكلين الثلاثى والرباعى التكافىء الى شكل ثنائى التكافىء. وعلى العكس من ذلك فإن الترب القلوية الجيدة التهوية سوف تتيح الفرصة أمام اكسدة المنغنيز وبهذا يصبح غير متاح للنبات. ان أكاسيد المنغنيز Mn_2O_3 و MnO_2 سوف تتكون فى ظل هذه الظروف. ومن الواضح ان هذا هو وضع آخر يتسبب فيه تجيير الارض وذلك بزيادة الرقم الهيدوجينى (pH) فيها بما يتسبب فى عدم امكانية الاستفادة من العناصر الضرورية.



شكل 6-13: تمثيل تخطيطي لتحول المنجنيز في التربة تحت الظروف الهوائية. (عن مان Mann وكواستيل Quastel، 1946. مجلة الطبيعة Nature، 154:158).

ربما يحدث ايضاً تحول المنغنيز الثنائي التكافيء الى ثلاثي أو رباعي التكافيء من خلال الاكسدة البيولوجية (32). فالنشاط التي تقوم به الاحياء الدقيقة يتأكد حدوثه في الترب المتعادلة أو القلوية لحد ما، وذلك بناء على الابحاث التي قام به كوستيل Quastel (44)؛ كما وذكر أيضاً في أبحاثه ان اشكال التكافيء الاعلى للمنغنيز ربما يتم اختزالها بيولوجياً أيضاً الى الشكل الثنائي التكافيء ومن هنا تصبح متاحة للنبات. يوضح الشكل رقم (6-13) تشبيهاً تخطيطياً لتحول المنغنيز في التربة.

يمكن أن تؤثر كمية الفوسفات الموجودة في التربة بشكل غير مباشر في مدى اتاحة المنغنيز للنبات. فمثلاً اتضح أن اضافة فوسفات الكالسيوم الحامضية calcium hydrogen phosphate للتربة تتسبب في امتصاص المنغنيز من قبل النبات (9). وتعتبر زيادة المنغنيز القابل للذوبان بسبب تكوين فوسفات المنغنيز القابلة للذوبان من الاسباب المقترحة لزيادة الامتصاص.

النحاس Cupper

ان الجزء الأكبر من النحاس الموجود في الصخور الابتدائية primary rock يوجد على صورة كالكوبايريت chalcopyrite ($CuFeS_2$) وهو ما يعتقد أنه المصدر الاساسي للترسبات الطبيعية من كبريتيد النحاس copper sulfide في التربة (10) – يوجد النزر اليسير من النحاس المذاب في محلول التربة. لقد قدر

ويكلاندر Wiklander (57) ان محلول التربة في التربة الاعتيادية يحوى واحد من مئة جزء في المليون 0.01 PPm من النحاس وان الجزء منها القابل للذوبان في الماء لايزيد عن 1% من التربة.

ان ايون النحاس الموجب ثنائي التكافيء يُمتز adsorbed بشكل قوى على سطوح غرويات التربة وكذلك على موادها العضوية organic materials (19) وهو شكل قابل للتبادل نوعما. ولقد اتضح ان النحاس بوصفه ايون مركب احادى التكافيء complex monovalent ion ($CuCI^+$، $CuOH^+$) يمتز على الترب العضوية organic soils (29)، وكذلك على معادن الطين clay minerals (36).

ربما يكوّن نحاس التربة مركبات مستقرة stable complexes تماماً مع المادة العضوية للتربة وبذا يصبح غير قابل للتبادل. بالاضافة الى ذلك فربما يتواجد النحاس في صورة غير قابلة للتبادل كجزء من النفايات العضوية organic debris او كجزء من المعادن الاولية والثانوية primary and secondary minerals (57). لقد أكد بحث ستينبرغ Steenbjerg (48) على عدم امكانية الاستفادة من النحاس المرتبط بالمادة العضوية، او اشار الى احتمال ان يكون هذا من الاسباب الرئيسية لافتقار الترب العضوية للنحاس.

يبدوا ان تزويد التربة بفوسفات الكالسيوم الحامضية calcium hydrogen phosphate يسبب تقليص امتصاص البرتقال الحامض sour orange للنحاس (9). ولقد اقترح أن تكون فوسفات النحاس غير القابلة للذوبان هي السبب في حدوث هذه الظاهرة.

الـزنــك Zinc

يتواجد الزنك، بناء على بحث بولد Bould (10) في معادن المنغنيسيوم الحديدية ferromagnesian minerals، والمجنيتايت magnetite، والبيوتيت biotite، والهورنبليند hornblende (خام من سليكات الكالسيوم والمغنيسيوم والحديد). تطلق عوامل التعرية الطبيعية الزنك من هذه الخامات بصورة ثنائية التكافيء divalent form حيث تُمتز absorbed على سطوح دقائق التربة وكذلك

على المادة العضوية فى شكل قابل للتبادل exchangeable form. ورغماً عن عدم درايتنا الكاملة بنسبة تركيز الزنك فى محلول التربة الا اننا نظن انها واطئة للغاية على وجه العموم.

وكما هو الحال بالنسبة للعديد من العناصر الضرورية، فأن نسبة تركيز الرقم الهيدروجينى (pH) فى التربة تصبح احد العوامل المتحكمة فى الاستفادة من الزنك. حيث تقل نسبة الاستفادة من الزنك مع ارتفاع الـ pH بما يزيد من احتمال وقوع أعراض افتقار النباتات النامية من الترب القلوية للزنك. لقد لاحظ كامب Kamp (12) امكانية حدوث الافتقار للزنك فى الحمضيات citrus النامية فى تربة تزيد فيها قيمة الـ pH عن 6. ويعتقد ان الزيادة فى اتاحة الاستفادة من الزنك الناتجة عن انخفاض الـ pH تحدث نتيجة لفعل الاحماض فى اكساب كبريتيد الزنك ZnS، وكربونات الزنك $ZnCO_3$ قابلية الذوبان، وكذلك على معدل حدوث التعرية الطبيعية فى الخامات المعدنية الحاملة للزنك (57).

ان اضافة فوسفات الكالسيوم الحامضية للتربة تحدث، كما هو الحال مع النحاس، نقصاً فى استحواذ النباتات على الزنك (6، 46). كما يصبح تكون فوسفات الزنك غير القابلة نسبياً للذوبان فى التربة احد الاسباب المعروضة لتفسير اضمحلال استحواذ النبات على الزنك.

البورون Boron

يتواجد البورون فى صورة قابلة للتبادل exchangeable form، او فى صورة قابلة للذوبان soluble form، واحيانا فى صور غير قابلة للتبادل nonexchangeable form فى التربة. ونعنى بهذا الاشكال التالية: حمض البوريك boric acid (H_3Bo_3) وبورات الكالسيوم أو بورات المنغنيز calcium or manganese borates، كذلك كاحد مكونات السليكات silicates (10، 57). وكما هو الحال فى الزنك فأن محتوى محلول التربة من البورون الذائب يكون منخفضاً للغاية. فلقد اثبتت تحاليل مختلف الترب أن كميات البورون فى الترب العضوية ربما تكون اعلى من تلك الموجودة فى الترب الحامضية للمناطق الرطبة حيث يزيد احتمال

الافتقار للبورون.

وكما هو الحال فى المنغنيز manganese والزنك فأن ارتفاع قيمة الـ pH فى التربة تسبب انخفاض اتاحة استفادة النبات من البورون. ربما يكون تكوين مركبات البورون غير القابلة للذوبان هو السبب فى ذلك. غير ان الباحث دريك Drake واخرون (16) قد دحضوا وجهة النظر هذه، حيث ادعوا ان قابلية ذوبان البورون لم تتأثر على مدى واسع من تغيير قيمة الـ pH. ولربما يكون حل هذا التناقض فى الملاحظة المعروفة جيداً من كون ان تجيير التربة ربما يؤدى الى عدم امكانية الاستفادة من البورون. ففى عملية التجيير ترتفع قيمة الـ pH مما يبدوا معضداً لوجهة نظر ان رفع قيمة الـ pH فى التربة يقلص من اتاحة الاستفادة من البورون. ولكن تجيير التربة يزيد ايضاً من محتواها الكلسى. لقد وجد الباحثان ريف Reeve وشيف Shive (45) ان الكميات الكبيرة من الكالسيوم فى المزارع الرملية تسبب تقلص امتصاص نبات الطماطم على البورون. وحيث ان عملية التجيير هى من الطرق الشائعة لرفع قيمة الـ pH في التربة فربما نعثر على تفسير ملاحظة تسبب ارتفاع قيمة الـ pH من انخفاض اتاحة البورون ليس بسبب تأثير قيمة الـ pH ولكن من جراء تأثير الكالسيوم.

ان تزويد التربة بفوسفات الكالسيوم الحامضية يقلص من امتصاص البورون مثله فى ذلك مثل مايحدث بالنسبة لامتصاص الزنك والنحاس (9). لم يتضح بعد السبب فى ذلك: هل بسبب اضافة الكالسيوم او بسبب اضافة الفوسفات كما كان الحال فى الزنك او النحاس.

الموليبدينيوم Molybdenum

ذكر الباحث ويكلاندر Wiklander (57) ان الموليبدينيوم يوجد فى الترب بثلاثة اشكال: أيونات الموليبدات (MoO_4^{2-} أو $HMoO_4^-$) الذائبة فى محلول التربة، أو فى شكل ممتز adsorbed على سطوح دقائق التربة soil particles وقابل للتبادل exchangeable form، أو فى صورة غير قابلة للتبادل nonexchangeable form كاحد مكونات خامات التربة المعدنية او المادة العضوية. وعلى الرغم من

قلة الدراسات اذا كانت موجودة، التى تعالج كمية الموليبدينيوم الذائبة فى محلول التربة، فيعتقد عموماً بانها شحيحة للغاية. فلقد وجد الباحث بارشاد Barshad أثناء تحليله لترب كاليفورنيا (6) ان محتواها من الموليبدينيوم القابل للذوبان فى الماء كان يتراوح بين 0.3 الى 3.9 جزء من المليون (PPm) فى التربة الجافة. ومع قلة هذه الكمية فتعتبر عالية بدرجة غير عادية (54). وعلى النقيض من كل العناصر النزرة الاخرى يصبح الموليبدينيوم اكثر اتاحة للنبات اذا مازاد مقدار الـ pH فى التربة (6).

يوجد جزء من محتوى التربة من الموليبدينيوم فى اشكال ثلاثة أكاسيد له هى: ثالث اوكسيد الموليبدينيوم molybdenum trioxide (MoO_3)، وثانى اوكسيد الموليبدينيوم molybdenum dioxide (MoO_2)، وأخيراً خامس اوكسيد الموليبدينيوم molybdenum pentoxide (Mo_2O_5) كما حدد ذلك الباحثان امين Amin وجوهام Joham (4). ولا تعتبر هذه الاشكال للموليبدينيوم متاحة للنبات. ويصح ذلك بنوع خاص بالنسبة للاكاسيد الاكثر اختزالاً (Mo_2O_5،MoO_2) الا أن ثالث اوكسيد الموليبدينيوم يمكن اتاحته للنبات عبر تفاعله مع أيونات التربة الموجبة. وهنا نجد أن عملية الأكسدة تزيد من إتاحة أحد العناصر للنبات، وهو موقف يناقض الحادثة فى حالة المنغنيز حيث كانت حالة الاختزال مسببة لزيادة الاتاحة.

ان امتزاز الخامات الطينية للمعادن لايونات الموليبدينيوم، مثلها فى ذلك مثل الاكاسيد المتميئة hydrated oxides، يشابه ذلك الحادث فى أيونات الكبريت وايونات الفوسفات السالبة (57). وبهذا تستطيع أيونات الموليبدينيوم السالبة التبادل مع ايونات الهيدروكسيل (OH^-) فى هذه المادة.

العناصر الاخرى Other elements

لقد كشفت العديد من الدراسات للباحثين، وكان أولهم اوسترهوت (42،41) Osterhout عن ان الصوديوم sodium يمكن ان يكون ضرورياً لنمو بعض الطحالب البحرية. ومنذ وقت قريب اصبح ظاهراً بشكل محدد ان الصوديوم

ضرورى لنمو العديد من الطحالب الخضراء المزرقة ولتطورها (2). كما اشير ايضاً الى احتمال ان يعوض الصوديوم البوتاسيوم جزئياً. ولقد اكتشف هذا فى كل من النباتات الراقية higher plants (18) والدنيا lower plants (1).

يظهر ان السليكون silicon ربما تحتاجه بعض انواع النباتات. فلقد اكتشف سومر Sommer (47) على سبيل المثال ان نمو الرز والدخن millet (نبات حبوبى يزرع ويؤكل فى اسيا)، يتحسن بإضافة السليكون الى بيئة المزرعة. كما استخلص ليبمان Lipman (27) ان السليكون يحسن نمو نباتى الشعير وعباد الشمس. وحيث انه من المعروف تماماً ان العديد من رتب classes الطحالب تحتوى على تراكيب سليكونية لذا يعتبر السليكون من العناصر الضرورية لهذه النباتات.

لقد وجدت العديد من الدراسات المبكرة ان الالمنيوم aluminum يحسن من نمو الكثير من انواع النبات (راجع العرض الذى قدمه ستايلس Stiles (53). ولكننا نعرف عن الالمنيوم اكثر من ذلك خصائصه السمية اكثر من منافعه عند تواجده بكميات زائدة عن الحد. فمثلا اشار الباحثان مكلين McLean وجلبرت Gilbert (35) الى ان الخس lettuce وجذور البنجر beetroot وذيل القط timothy والشعير شديدة الحساسية لسمية الالمنيوم.

ذكرت العديد من الدراسات المبكرة الجارية على التغذية المعدنية ان الكلور هو من العناصر الضرورية لبعض النباتات. فقد اوضح ليبمان Lipman (27) ان باستطاعة الكلور تحسين نمو القمح الاسود buckwheat وبازلاء الحدائق garden peas. كما كشف بعد ذلك الباحث بروير Broyer واخرون (11) عن حاجة الطماطم للكلور من اجل نموها الطبيعى. واستنبطوا انه يمكن الاستعاضة عن الكلور بالبروم brome. ولقد تثبت اولريخ Ulrich واوكى Ohki (56) من ذلك، اذ كشفا عن اهمية كل من الكلور أو البروم لنمو البنجر السكرى sugar beet كما سبق وان ناقشنا ضرورة وجود الكلور فى البناء الضوئى كمشارك فى اكسدة الماء.

لايزال احتياج اى من النباتات للجاليوم Ga Gallium موضع شك. ولكن

ستينبرج Steinberg (50،49) قد اكتشف عن احتياج طحلب الاسبرجيلاس aspergillus niger لهذا العنصر وكذلك نبات lemna minor وهو من النباتات الراقية. ولكن الدراسات التالية (52،51) لم تؤد الا الى نجاح محدود فى الكشف عن احتياج الكائنات الحية للجاليوم.

على الرغم من ان الكوبلت cobalt هو احد مكونات فيتامين – B_{12} وبذا تحتاجه بعض الحيوانات الا ان احتياج النبات اليه لم يكشف عنه الا فى انواع قليلة من الطحالب الخضراء المزرقة (22). وعلى النقيض من ذلك فقد كشفت الابحاث عن تسمم النباتات بوجود الكوبلت. (للمزيد من المعلومات راجع بحث وملخص ستايلس Stiles (53))

REFERENCES

1. Allen, M. B. 1952. The cultivation of Myxophyceae. *Archif. Mikrobiol.* 17:34.
2. Allen, M. B., and D. I. Arnon. 1955. Studies on nitrogen-fixing blue-green algae. I. Growth and nitrogen fixation by *Anabaena cylindrica* Lemm. *Plant Physiol.* 30:366.
3. Alway, F. J., A. W. Marsh, and W. J. Methley. 1937. Sufficiency of atmosphere sulfur for maximum crop yields. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 2:229.
4. Amin, I. V., and H. E. Joham. 1958. A molybdenum cycle in the soil. *Soil Sci.* 85:156.
5. Arnon, D. I., and D. R. Hoagland. 1940. Crop production in artificial solutions and in soils with special reference to factors influencing yields and absorption of inorganic nutrients. *Soil Sci.* 50:463.
6. Barshad, I. 1951. Factors affecting the molybdenum content of pasture plants. I. Nature of soil molybdenum, growth of plants, and soil pH. *Soil Sci.* 71:297.
7. Beeson, K. C. 1959. Magnesium in soils—sources, availability and zonal distribution. In D. H. Horvath, ed., *Magnesium and agriculture. Proc. West Virginia Univ. Symp.* 1–11.
8. Bertrand, G. 1905. Sur l'emploi favorable du manganèse comme engrais. *C. R. Acad. Sci. Paris* 141:1255.
9. Bingham, F. T., J. P. Martin, and J. A. Chastain. 1958. Effects of phosphorus fertilization of California soils on minor element nutrition of *Citrus. Soil Sci.* 86:24.
10. Bould, C. 1963. Mineral nutrition of plants in soils. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology*. Academic Press, New York. 3:15.
11. Broyer, T. C., A. B. Carlton, C. M. Johnson, and P. R. Stout. 1954. Chlorine —a micronutrient element for higher plants. *Plant Physiol.* 29:526.

12. Camp, A. F. 1945. Zinc as a nutrient in plant growth. *Soil Sci.* 60:156.
13. Chapman, H. D. 1939. Absorption of iron from finely ground magnetite by citrus seedlings. *Soil Sci.* 49:309.
14. Cole, C. V., and M. L. Jackson. 1950. Colloidal dihydroxy dihydrogen phosphates of aluminum and iron with crystalline character established by electron and x-ray diffraction. *Physic. Colloid. Chem.* 54:128.
15. de Saussure, N. T. 1804. *Recherches chimiques sur la végétation.* Paris.
16. Drake, M., D. H. Sieling, and G. D. Scarseth. 1941. Calcium-boron ratio as an important factor in controlling boron starvation. *J. Am. Soc. Agron.* 33:454.
17. Hanna, W. J. 1959. Magnesium as a fertilizer element. In D. J. Horvath, ed., *Magnesium and agriculture. Proc. West Virginia Univ. Symp.* 12–19.
18. Harmer, P. M., and E. J. Benne. 1945. Sodium as a crop nutrient. *Soil Sci.* 60:137.
19. Hasler, A. 1943. Über das Verhalten des Kupfers im Boden. Mitt. Lebensmitteluntcrs, u. Hyg. 34:79.
20. Hewitt, E. J. 1963. Mineral nutrition of plants in culture media. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology.* New York: Academic Press.
21. Hewitt, E. J., E. W. Bolle-Jones, and P. Miles. 1954. The production of copper, zinc and molybdenum deficiencies in crop plants with special reference to some effects of water supply and seed reserves. *Plant Soil* 5:205.
22. Holm-Hansen, O., G. C. Gerloff, and F. Skoog. 1954. Cobalt as an essential element for blue-green algae. *Physiol. Plant.* 7:665.
23. Kittrick, J. A., and M. L. Jackson. 1954. Electron microscope observations of the formation of aluminum phosphate crystals with kaolinite as the source of aluminum. *Science* 120:508.
24. Kittrick, J. A., and M. L. Jackson. 1955. Common ion effect of phosphate solubility. *Soil Sci.* 79:415.
25. Leeper, G. W. 1947. The forms and reactions of manganese in the soil. *Soil Sci.* 63:79.
26. Liebig, J. 1840. *Organic chemistry in its applications to agriculture and physiology.* L. Playfair, ed. London: Taylor and Walton.
27. Lipman, C. B. 1938. Importance of silicon, aluminum and chlorine for higher plants. *Soil Sci.* 45:189.
28. Longstaff, W. H., and E. R. Graham. 1951. Release of mineral magnesium and its effect on growth and composition of soybeans. *Soil Sci.* 71:167.
29. Lucas, R. E. 1948. Chemical and physical behavior of copper in organic soils. *Soil Sci.* 66:119.
30. Lynd, J. Q., and L. M. Turk. 1948. Overliming injury on an acid sandy soil. *J. Am. Soc. Agron.* 40:205.
31. Lyon, T. L., H. O. Buckman, and N. C. Brady. 1952. *The nature and properties of soils.* New York: Macmillan.
32. Mann, P. J. G., and J. H. Quastel. 1946. Manganese metabolism in soils. *Nature* 158:154.
33. Marshall, C. E. 1951. The activities of cations held by soil colloids and the chemical environment of plant roots. pp. 55–77. In E. Truog, ed., *Mineral nutrition of plants.* Madison, Wisc.: University of Wisconsin Press.
34. McAuliffe, C. D., N. S. Hall, L. A. Dean, and S. B. Hendricks. 1948. Exchange reactions between phosphates and soils: hydroxylic surfaces of soil minerals. *Proc. Soil Sci. Am.* 12:119.
35. McLean, F. T., and B. E. Gilbert. 1927. The relative aluminum tolerance of crop plants. *Soil Sci.* 24:163.

36. Menzel, R. G., and M. L. Jackson. 1950. Mechanism of sorption of hydroxy cupric ion by clays. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 15:122.
37. Millar, C. E., L. M. Turk, and H. D. Foth. 1951. *Fundamentals of soil science.* New York: Wiley.
38. Miller, E. C. 1938. *Plant physiology, 2nd ed.,* New York: McGraw-Hill.
39. Olsen, S. R. 1953. Inorganic phosphorus in alkaline and calcareous soils. *Agronomy* 4:89.
40. Olsen, S. R. 1953. The measurement of phosphorus on the surface of soil particles and its relationship to plant available phosphorus. *Kansas Agr. Expt. Sta. Rept.* 4:59.
41. Osterhout, W. J. V. 1906. On the importance of physiologically balanced solutions for plants. I. Marine plants. *Botan. Gaz.* 42:127.
42. Osterhout, W. J. V. 1912. Plants which require sodium. *Botan Gaz.* 54:532.
43. Piper, C. S. 1942. Investigations on copper deficiency in plants. *J. Agr. Sci.* 32:143.
44. Quastel, J. H. 1963. Microbial activities of soil as they affect plant nutrition. In F. C. Steward, ed., *Plant Physiology.* New York: Academic Press.
45. Reeve, E., and J. W. Shive. 1944. Potassium-boron and calcium-boron relationships in plant nutrition. *Soil Sci.* 57:1.
46. Rogers, L. H., and C. Wu. 1948. Zinc uptake by oats as influenced by application of lime and phosphate. *J. Am. Soc. Agron.* 40:563.
47. Sommer, A. L. 1926. Studies concerning essential nature of aluminum and silicon for plant growth. *Univ. Calif. Publ. Agr. Sci.* 5:2.
48. Steenbjerg, F. 1950. Investigations on microelements from a practical point of view. In *Trace elements in plant physiology. Lotsya* 3:87.
49. Steinberg, R. A. 1938. The essentiality of gallium to growth and reproduction of *Aspergillus niger. J. Agr. Res.* 57:569.
50. Steinberg, R. A. 1941. Use of *Lemma* for nutrition studies on green plants. *J. Agr. Res.* 62:423.
51. Steinberg, R. A. 1945. Use of microorganisms to determine essentiality of minor elements. *Soil Sci.* 60:185.
52. Steinberg, R. A. 1946. Mineral requirements of *Lemma minor. Plant Physiol.* 21:42.
53. Stiles. W. 1958. Other elements. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 4:599. Berlin: Springer.
54. Stiles, W. 1961. *Trace elements in plants.* London: Cambridge University Press.
55. Stout, P. R., and D. I. Arnon. 1939. Experimental methods for the study of the role of copper, manganese and zinc in the nutrition of higher plants. *Am. J. Botan.* 26:144.
56. Ulrich, A., and K. Ohki. 1956. Chlorine, bromine and sodium as nutrients for sugar beet plants. *Plant Physiol.* 31:171.
57. Wiklander, L. 1958. The soil. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology.* 4:118. Berlin: Springer.
58. Wiklander, L., G. Hallgren, and E. Jonsson. 1950. Studies on gyttja soils. III. *Kungl. Lantbrukshogsk. Ann.* 17:425.
59. Wilson, B. D. 1926. Sulfur supplied to the soil in rainwater. *J. Am. Soc. Agron.* 18:1108.
60. Woodward, J. 1699. Some thoughts and experiments on vegetation. *Phil Trans. Roy. Soc. London* 21:382.

الفصل الرابع عشر

امتصاص الاملاح المعدنية وانتقالها

Mineral salt absorption and translocation

مـقـدمـة Introduction

ناقشنا فى فصل سابق وجود العناصر الاساسية فى التربة ومدى اتاحتها للنبات. وخطوتنا التالية تمكن فى تحديد كيفية نفاذ هذه العناصر لنسيج الجذر، وكيفية انتقالها بين انسجة النبات. ولقد شُرحت كل من هتين المسألتين بصورة اقرب الى البساطة فى البداية، ولكنهما يعالجان الآن بعمق اكبر نظراً لتعقيدهما ولعدم كفاية حلهما.

لقد افترض الباحثون الاوائل ان الاملاح غير العضوية تنتقل الى النبات مع الماء الذى يمتصه النبات. اضف الى ذلك افتراضهم أن انتقال الاملاح الممتصة الى اجزاء النبات المختلفة كان يعتمد على مجرى النتح transpiration stream. ولكن سرعان ما اكتشف عدم تمشى هذه الافتراضات مع ظاهرة الاختلافات الواضحة بين محتويات انسجة النبات المختلفة من الاملاح، وكذلك الوسط الذي نمىٰ فيه النبات. كما جرت محاولة التفتيش لحل لهذه المعضلة فى اقتراح أن يكون تفسير الامتصاص كامناً فى الظاهرة الازموزية osmotic phenomenon. اذا كان يعتقد ان المواد الفعالة ازموزياً osmotically active substances تنتشر وفق فروق التراكيز concentration gradients بين محلول التربة والنبات فنسبة التركيز الازموزى داخل الخلية تبقى دوماً بقيمة منخفضة بسبب الانتفاع بالمواد الممتصة وذلك خلال عمليات التحول الغذائى metabolism. هذا وقد تمكنت النظرية الازموزية من تقديم شرح كاف عن الامتصاص، الا انها لم تفسر الانتقال السريع rapid translocation للاملاح حال امتصاصها. وسرعان ما اقحم مجرى النتح من جديد، ولكن مجرد عامل مساعد، فى هذه المرة، لعملية توزيع الاملاح، وليس امتصاصها. مما سبق يتضح ان المحاولات

الاولى لايجاد تفسير لعملية امتصاص الاملاح وانتقالها كانت تؤكد على الآليات الفيزيائية physical mechanisms ليس الا، مهملة فى ذلك دور طاقة التحول الغذائى metabolicenergy بالكامل تقريباً. ومع ذلك لم تخلو تلك الفترة من مقولة توصل اليها بفيفر Pfeffer (46)، عالم الفسيولوجيا الفذ قد تعارضت بحدة مع نظريات سابقيه حول امتصاص الاملاح، كما اعطت اشارة البدء لخروج نظرية شاعت فى الوقت الحاضر. قال بفر.

.... تتيح طبيعة البلازما Plasma الفرصة باتحاد عناصرها مع مادة ما اتحاداً كيميائياً، بحيث يتم بهذا نقل المادة ثم تحررها منها من جديد.

تتفق هذه المقولة بصورة جيدة مع نظرية الحامل carrier theory الخاصة بامتصاص الاملاح والمقبولة اليوم بوجه عام.

وكما يحدث عادة للافكار التى تعارض التيارات الفكرية السائدة، اصبحت نظرية بفيفر لتفسير الامتصاص استفزازاً للافكار السائدة عن الموضوع ولم تؤخذ فى محمل الجد، واستمر رهط العلماء على حالهم ودأبهم على وضع الآليات الفيزيائية وصياغة نماذجها تفسيراً لامتصاص الاملاح. وفى نهاية المطاف بدأ الاعتراف، ضمن بحث نشر فى الثلاثينات من هذا القرن، بان امتصاص الاملاح يعتمد كثيراً على طاقة التحول الغذائى metabolic energy – اى ان امتصاص النبات للاملاح يتم بعملية فعالة فى جلها وليس بالامتصاص غير الفعال passive uptake الذى كان يعتقد بانه يفسر آليه الامتصاص.

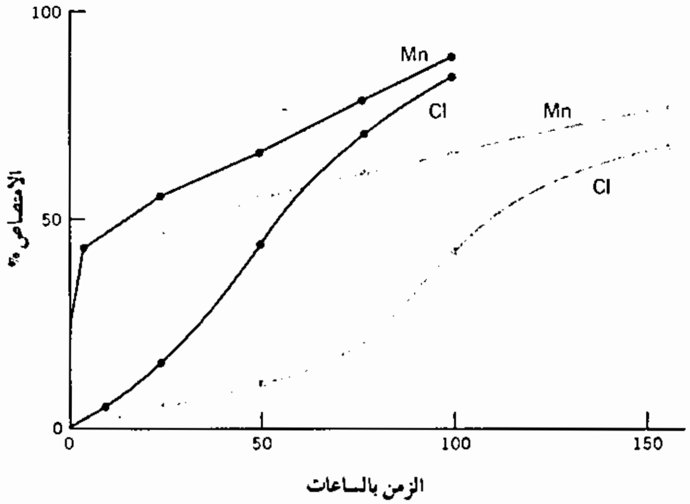
الامتصاص غير الفعال Passive absorption

الحيز الحر الخارجي والظاهرى Outer and apparent free space

يقع امتصاص الاملاح من خلال التلامس المباشر بين النظام الجذرى root system وبين غرويات التربة soil colloids او محلولها. ولكن ماهى الآليات الداخلة ضمن مسار الاملاح غير العضوية الذائبة من محلول التربة الى النبات؟ لقد تعرف الكثير من البحاث على عمليات الامتصاص غير الفعال اى الامتصاص بدون التحول الغذائى nonmetabolic، الحادث للايونات؛ انظر مثلاً العرض الذى قدمه بريجز Briggs وروبرتسون Robertson (9). وكثيراً ما وجد ان خلية النبات أو نسيجه عندما تنقل من وسط بتركيز منخفض للاملاح الى وسط ذى تركيز اعلى نسبياً يحدث انتقال ابتدائى

عال للايونات. ويعقب هذا انتقال منتظم وبطيء ويكون حاكمه هو التحول الغذائى شكل (1-14). لا يتأثر الامتصاص السريع الاولى بدرجة الحرارة ولا بمثبطات التحول الغذائى metabolic inhibitors؛ ويعنى هذا عدم تدخل طاقة التحول الغذائى metabolic energy. اما اذا اعيد النسيج السابق الى الوسط منخفض الملحية فسوف تنتشر بعض الايونات التى سبق امتصاصها خارجة الى الوسط الخارجي. وبقول آخر يكون جزء من الخلية أو النسيج المغموس فى المحلول الملحى مفتوحاً امام الانتشار الحر free diffusion للايونات، وحيث ان الانتشار الحر يعنى تمكن الايونات من الحركة الحرة الى داخل النسيج او خارجه، فسوف يصل قسم النسيج المتاح للانتشار الحر نقطة توازن تنشأ بينه وبين الوسط المحيط. وان تصل نسبة التركيز الايوني فى هذا القسم إلى نفس نسبة التركيز القائمة فى الوسط الخارجى. ومن هنا يسمى ذلك القسم من خلية النبات او نسيجه، الذى يسمح بالانتشار الحر - الحيز الخارجى outer space.

ومع التوصل الى مفهوم «الحيز الحر» اتجه الباحثون الى حساب حجم الخلية النباتية او النسيج الداخل فى العملية. ويمكن الوصول الى ذلك عن طريق غمس النسيج فى محلول ذى نسبة تركيز معروفة، ويترك النسيج فى المحلول حتى



شكل 1-14 : امتصاص المنغنيز وأيونات الكلوريد بواسطة أنسجة جذر نبات parsnip من محلول كلوريد المنغنيز بنسبة تركيز (0.001M). ○ بعد غسيل بماء الصنوبر لمدّة 24 ساعة ● بعد غسيل لمدّة 168.5 ساعة.

الوصول الى نقطة التوازن، ومن ثم تحسب كمية الملح الممتص. وبفرض تساوى نسبتى التركيز الايونى فى كل من الحيز الخارجى outer space والوسط الخارجى external medium، وبمعرفة كمية الملح الممتصة، يمكننا حساب حجم الحيز الخارجى. وفى ظل الظروف المذكورة يجب منع الامتصاص الفعال (وذلك باستعمال مثبطات التحول الغذائى metabolic inhibitors أو باجراء العملية تحت درجة حرارة منخفضة)، والا سيكون الحجم المحسوب اكبر بكثير من الحجم الفعلى.

وجد هوب Hope وستيفنس Stevens (26)، أن اطراف جذر الفاصوليا عندما غمست فى محلول كلوريد البوتاسيوم kcl، قد وصلت الى نقطة التوازن بعد 20 دقيقة. ولقد حدث الانتشار العكسى لكلوريد البوتاسيوم بمعزل عن طاقة التحول الغذائى واعتبر ان حجم النسيج الداخل فى العملية قد تضمن جزءً من السيتوبلازم. كما وجد هوب فى بحث لاحق (25) ان الحجم المعاير للنسيج الذى يسمح بالانتشار الحر free diffusion قد زاد بزيادة نسبة تركيز كلوريد البوتاسيوم فى المحلول الخارجى، وحيث منع النقل الفعال لايكون امامنا غير افتراض وقوع تجمع غير فعال passive accumulation للايونات عكس فرق التركيز against a concentration gradient. ولقد برز مصطلح الحيز الحر الظاهرى apparent free space لوصف الحجم الظاهرى apparent volume الذى يسمح بالانتشار الحر للايونات.

وهنا يبرز سؤال

كيف يمكن تجمع الايونات عكس فرق التركيز وبمعزل عن طاقة التحول الغذائى؟

يمكن التوصل الى ذلك عبر آليات التبادل الايونى ion exchange mechanisms وبتقديم مفهوم توازنات دونان Donnan equilibria.

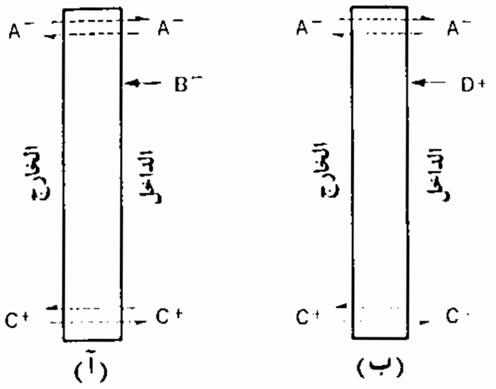
التبادل الايونى Ion exchange

يمكن للايونات الممتزة adsorbed على سطح جدران الخلايا أو على سطوح

اغشيتها membranes ان تتبادل مع الايونات الموجودة فى المحلول الخارجى الذى غمس فيه النسيج. ولقد قدمنا سابقاً محاكاة لآليات التبادل الايونى بين محلول التربة وبين الجزيئات الغروية للتربة وذلك فى فصل سابق. وعليك الآن ان تفترض، على سبيل المثال، تبادلاً يقع بين ايون البوتاسيوم الموجب K· للمحلول الخارجى مع ايون هيدروجين H سبق امتزازه على سطح غشاء الخلية. سوف يمتز الكتيون على سطح الغشاء ويصبح خاملاً ازموزياً. كما يمكن للايونات السالبة anions ان تتبادل مع ايونات الهيدروكسيل الحرة بنفس الطريقة. ومن هنا نجد ان آليات التبادل الايونى تسمح بامتصاص أعلى للايونات من الوسط الخارجى من الذى يقع فى العادة عن طريق الانتشار الحر.

اتزان دونان Donnan equilibrium

تأخذ نظرية دونان للتوازن فى الحسبان تأثير الأيونات الثابتة أو غير القابلة للانتشار fixed or indiffusible ions. ولنأخذ مثلاً غشاء نفاذ permeable لبعض الأيونات وغير نفاذ بالنسبة لأيونات أخرى. وليكن هذا الغشاء هو الفاصل بين الخلية وبين المحيط الخارجى. ولنفترض أيضا أن هناك نسبة تركيز من الايونات السالبة على الجانب الداخلى للغشاء، لا تستطيع النفاذ خلال الغشاء (أيونات سالبة مثبتة fixed anions). والآن اذا ما كان هذا الغشاء يسمح بحرية العبور للايونات الموجبة والسالبة للمحلول الخارجى، فسوف ينتشر عدد متساو من الايونات الموجبة والسالبة من المحلول الخارجى عبر الغشاء حتى يتم التوصل الى الاتزان equilibrium. وسوف يكون هذا الاتزان مصحوباً فى العادة باتزان كهربائى electrically balanced. ورغما عن ذلك يتطلب الأمر عددا إضافياً من الايونات الموجبة لكى توازن الشحنات السالبة «المثبتة» فى الجانب الداخلى للغشاء (شكل: 14-2). ومن هنا يصبح تركيز الايونات الموجبة cations فى المحلول الداخلى أكبر منه فى الخارجى. علينا أيضا أن نذكر أنه بسبب الزيادة فى الشحنات السالبة نتيجة للايونات «المثبتة»، يكون تركيز الايونات السالبة anions فى المحلول الداخلى أقل من تركيزها فى المحلول الخارجى.



شكل 2-14 : الانتشار الأيوني عبر الأغشية.
(آ) غشاء أصمّ بالنسبة للأنيونات B^-، مما يسبب زيادة إضافية في كاتيونات C^+ المنتشرة عبره من الخارج (مراكمة الكتيونات).
(ب) غشاء أصم بالنسبة للكتيونات D^+، مما يسبب انشار أنيونات إضافية A^- عبره من الخارج (مراكمة الأنيونات).

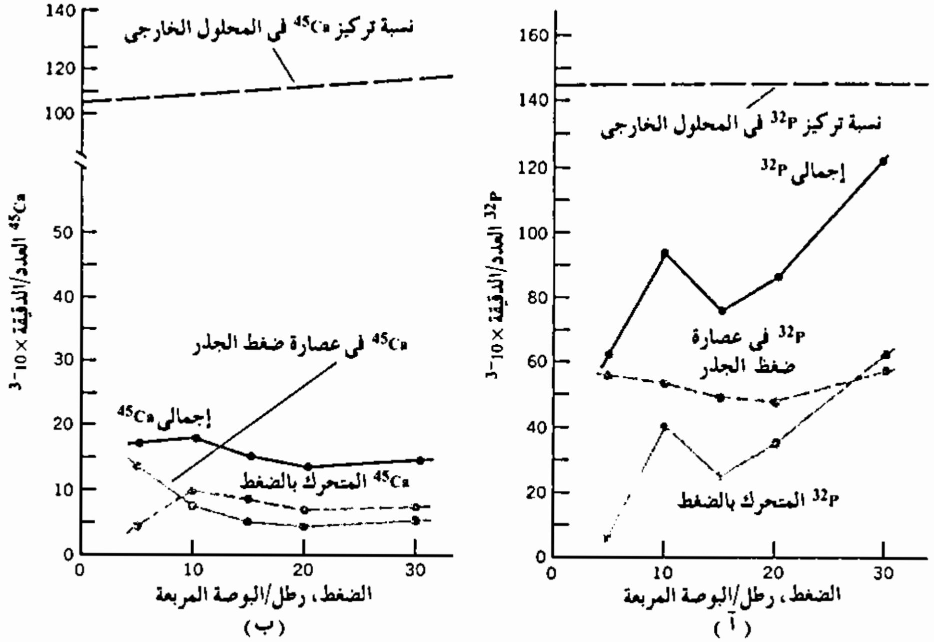
وكما يوضح الشكل (2-14) يمكن استخدام مفهوم دونان للاتزان فى تفسير تراكم الأيونات السالبة عكس فرق التركيز. فربما يوجد العديد من الاتزانات فى نسيج مغموس فى محلول ملحى، مما يسبب فى مراكمة الأيونات عكس فرق التركيز، وبدون اللجوء الى اشراك طاقة التحول الغذائى.

الدفق الكتلى Mass flow

يعتقد بعض الباحثين أن الأيونات ربما تتمكن من الحركة عبر الجذور محمولة بالدفق الكتلى للماء (28، 29، 34، 35). وبناء عل هذه النظرية، تؤدى الزيادة فى معدل النتح الى زيادة فى معدل إمتصاص الأيونات. وقد جرت موافقة شبه إجماعية على صحة ذلك (52)، غير أنه لايزال غامضا دور النتح فى هذا كله وهل أن تأثيره مباشر أم غير مباشر. ونجد من بين المؤلفين من يجزم بالتأثير غير المباشر للنتح على إمتصاص الأيونات، وذلك عن طريق انتقال الأيونات بعد إطلاقها الى قنوات الخشب xylem ducts، مما يسبب زيادة فى فعاليات إمتصاص الأيونات نتيجة لتخفيف تركيزها ـ (10، 11، 24). ويعارض الآخرون هذا الرأى باقتراح أن الأيونات تتحرك فى الدفق الكتلى للماء من محلول التربة وعبر الجذر ومن ثم تصل الى الساق والمجموع الخضرى. وربما تكوّن إحدى هاتين الآليتين أو كليهما جزءاً من الصورة العامة لامتصاص النبات للاملاح. وربما يكون من الصعوبة بمكان إثبات أو دحض أى من هاتين النظريتين.

لقد عضدت الابحاث الأخيرة الى أجراها لوباشينسكى Lopushinsky (38)

على نبات الطماطم المطوشة detopped، بصورة غير مباشرة مفهوم الزيادة فى معدل النتح تؤدى إلى احداث زيادة إمتصاص الاملاح. فبتسليط ضغوط هيدروستاتيكية hydrostatic pressure مختلفة على مجموعات جذرية لنباتات طماطم مطوشة وضعت فى أوعية ضغط تحوى محاليل غذائية من الفوسفور ^{32}P، والكالسيوم ^{45}Ca المشعين، كان باستطاعة الباحث إثبات أن زيادة الضغط الهيدروستاتيكى قد تسبب فى زيادة كمية الفوسفات والكالسيوم الداخلة الى خشب الجذر. ولقد تثبت من هذا بواسطة تحليل سائل الرشح exudate للجذر للكشف عن الفوسفور والكالسيوم المشعين وذلك فى ظروف الضغط الجذرى الاعتيادى والضغط الهيدروستاتيكى المرتفع (شكل 3-14). وفى التجربة السابقة على الرغم من أن الماء قد دفع دفعاً pushed up الى الأوعية الخشبية، فإن هناك تشابه كبير بين هذا النظام ونظام يجذب pulled up فيه الماء الى أعلى عبر



شكل 3-14: تأثير الضغط على معدّل حركة (آ) ^{32}P، (ب) ^{45}Ca، فى خشب جذر نبات الطماطم tomato. إن ^{32}P أو ^{45}Ca الموجود فى عصارات الضغط الجذري يمثل كمية الأيونات المشعة المتحركة إلى داخل خشب الجذر بدون ضغط مسلط من الخارج. يمثل ^{32}P أو ^{45}Ca المتحرك بفعل الضغط جزءاً من إجمالى ^{32}P أو ^{45}Ca الذى كان مصاحباً لحركة الماء بفعل الضغط المسلط.

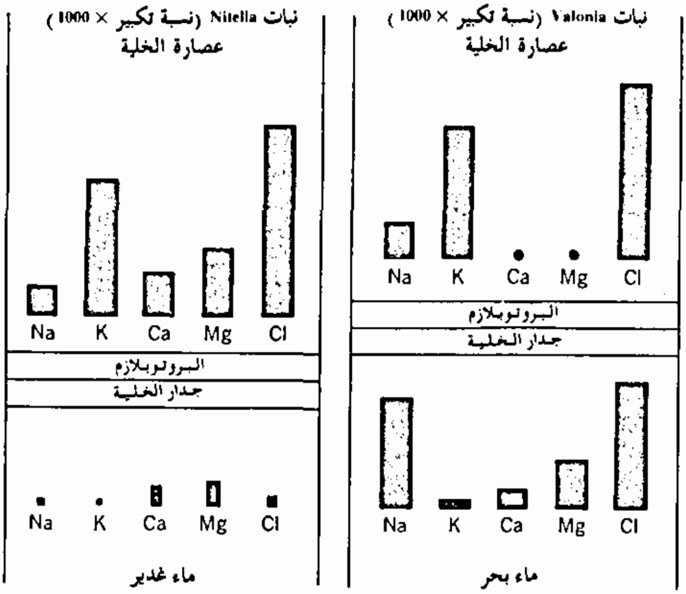
الأوعية الخشبية كما فى حالة النتح. ففى كلتا الحالتين تسبب زيادة دفق الماء، زيادة إمتصاص الأيونات ايضاً.

قد تعلمنا من خلال هذه المناقشة أن جزءاً من إجمالى كميات الأملاح التى يمتصها النبات ناتج عن الامتصاص غير الفعال. وربما يتم هذا من خلال الانتشار الحر للأيونات الى الحيز الحر ظاهرياً للنسيج إن مراكمة الأيونات عكس فرق التركيز يصبح ممكنا فى ظل الظروف المبينة آنفا بسبب توازنات دونان. وربما تحدث المراكمة أيضا عكس الفرق الظاهرى للتركيز against an apparent concentration gradient وذلك بسبب آليات التبادل الأيونى. وأخيراً ربما يصبح ممكنا وقوع الدفق الكتلى للأيونات عبر نسيج الجذر وذلك بمساعدة «الشد pull» النتحى. وتعمل كل هذه الآليات فى غياب طاقة التحولات الغذائية. وعلينا الآن الرجوع الى النقل الفعال.

النقل الفعال Active transport

لقد بينت التحاليل المباشرة الى أجريت على عصير الفجوة vacuolar sap لنباتات مختلفة غمست فى محاليل ملحية بنسب تراكيز معلومة بوضوح تام أن كلا من الأيونات الموجبة والسالبة anions and cations قد راكمتها النباتات عكس فرق التركيز. علاوة على ذلك فإن مدى المراكمة يصبح بحيث لا تستطيع آليات فيزيائية مثل التبادل الأيونى وتوازنات دونان أن توفره وحدها. لقد أظهر هوجلان Hoagland (23) من خلال تحليلاته للمراكمة الأيونية فى عصارة نبات النتيلا nitella clavata ونبات الفلونيا valonia macrophysa صورة رائعة سواء لهذه المراكمة أم للخصائص المنتخبة لآليات إمتصاص الأملاح فى النباتات (شكل 14-4).

حيث يمتنع التراكم الأيونى بتوقف أنشطة التحولات الغذائية فى النبات بفعل انخفاض درجة الحرارة، وانخفاض الشد الأوكسجينى oxygen tension، وبوجود مثبطات التحولات الغذائية metabolic inhibitors ... الخ، لايسعنا إلاّ



شكل 4-14: رسم بياني عن التراكيز النسبية لأيونات مختلفة في عصارة الخلية لنباتي Nitella calvata، و Valonia macrophysa وبغرض عقد المقارنة ولاظهار إمكانية مراكمة الأيونات عكس تدرج التراكيز، وضحت أيضاً التراكيز النسبية لهذه الأيونات في الوسطين الانمائيين.

فرض إحتياج التراكم الأيونى مثل الحادث فى النباتات الى طاقة التحول الغذائى لكى يتم التراكم. لقد أطلق مصطلح «النقل الفعال» على نقل الأيونات بالاستعانة بطاقة التحول الغذائي. لقد طوعت العديد من الآليات لتفسير ماهية النقل الفعال، ولم يجمع العلماء رأيهم على واحدة منها حتى الآن. وعلينا أن نقول رغما عن ذلك أن كل الآليات المقترحة للتفسير قد قبلت عموماً بمفهوم أن النقل الفعال لأيون عبر غشاء غير نفاذ (أصم) impermeable يتم بالاستعانة بوسيط هو مركب حامل carrier compound ويوجد فى الغشاء.

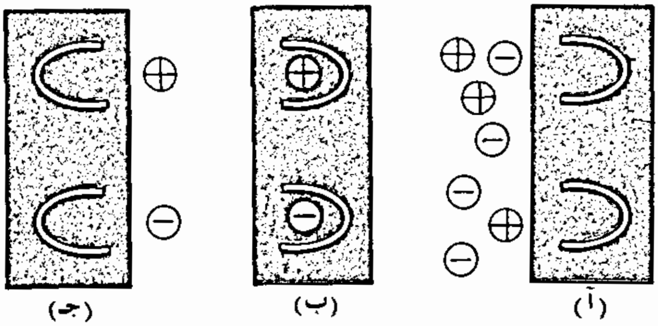
مفهوم الحامل The carrier concept

يطلق مصطلح الحيز الداخلى inner space على ذلك الحيز الموجود فى النسيج أو الخلية الذى تنفذ الأيونات إليه بالاستعانة بطاقة التحول الغذائى. ولم

يتم التوصل بدقة بعد الى تحديد من أين يبدأ الحيز الداخلى وأين ينتهى الخارجى. ولكن يعتقد أن هذا الخط الفاصل يبدأ فى مكان ما وسط السيتوبلازم، حيث أن قياسات حجم الحيز الحر الظاهرى قد أشارت الى أن هذا الجزء من السيتوبلازم يسمح بحدوث الانتشار الحر للأيونات. إن المساحة الواقعة بين الحيزين الداخلى والخارجى تعتبر غير نفاذة (صماء) بالنسبة للأيونات الحرة free ions. ويعتقد أن المسار عبر هذه المساحة يتطلب وساطة حوامل خاصة، تتحد مع الأيونات فى الحيز الخارجى ثم تطلقها فى الحيز الداخلى. ويسمى هذا الحاجز الأصم غشاء فى العادة، كما توجد هذه الحوامل ضمن الحاجز.

إن أهم ملامح نظرية الحامل تكمن فى إفتراض وجود مركب حامل الأيونات الوسيط intermediate carrier ion complex، يستطيع العبور من خلال الغشاء الأصم المذكور آنفا. كما وأن اتجاه تحرك هذا الحامل هو من الحيز الخارجى الى الداخلى ليس إلاّ. لا تستطيع الأيونات التى اطلقت فى الحيز الداخلى الهروب الى الخارج من جديد، وبالتالى تتراكم فى الحيز الداخلى. يوضح الشكل (5-14) نموذجاً مبسطاً يصور مفهوم الحامل.

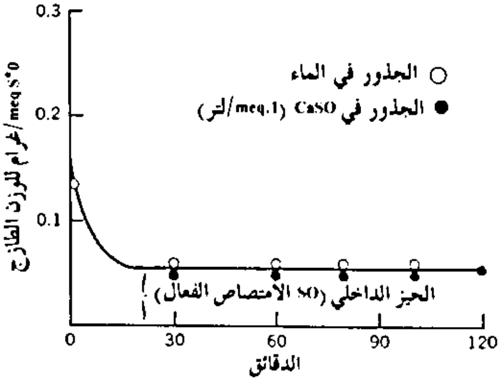
لقد حاز مفهوم الحامل على قبول العديد من الباحثين وفاز بتعضيدهم منذ أن صاغه فان دين هونيرت Van den Honert عام 1937. وسوف نناقش ثلاثة مميزات لامتصاص الأملاح والنقل الفعال تبرز صحة مفهوم الحامل.



شكل 5-14: نموذج يوضح مفهوم الحامل. (آ) الغشاء أصم بالنسبة للأيونات، (ب) تكوين مجمع الحامل، الأيون (جـ) تطلق الأيونات إلى الحيز الداخلي.

تبادل النظائر Isotopic exchange : كثيراً ماوجد أن جزء الايونات الممتصة بالنقل الفعال يكون فى الغالب غير قابل للتبادل مع أيونات من نفس النوع موجودة في الحيز الخارجى outer space أو فى محيط خارجى external medium. كانت أيونات المواد المشعة ذات نفع بالغ للوصول الى الملاحظات التالية. فكما أشار الباحث ابستين Epstein فى موجز حول الموضوع (19)، فان المنع جاء ليس فقط على الانتشار المعاكس back diffusion ولكن أيضا لم يحدث تبادل اشعاعى بين الأيونات الممتصة بالنقل الفعال. وهذا مما يقترح من جديد وجود غشاء أصم تماما بالنسبة للأيونات الحرة. وحيث أننا قد توثقنا من إمتصاص الأيونات، علينا أن نرجع تحركها عبر الغشاء الأصم لوجود الحوامل وتدخلها فى العملية. أوضحت التجارب التى قام بها كل من ليجيت وايبستين Leggett & Epistein (36) ما ذكرناه آنفا بجلاء شديد.

لقد درس الباحثان إمتصاص أملاح الكبريتات المعلمة بالكبريت المشع ^{35}S بواسطة جذور الشعير. إذ وجدا بعد فترة من إمتصاص النبات للـ $S^{*}O_4$، أن الإجمالى الممتص من الـ $S^{*}O_4$ المعلم يمكن تقسيمه الى قسمين (1) قسم قابل للانتشار (2) قسم $S^{*}O_4$ الممتص بالنقل الفعال. فلقد اتيح للجذور فرصة إمتصاص الكبريتات المعلمة من محلول $K_2S^{*}O_4$ المعلم ولمدة 60 دقيقة. ولقد حددت الكمية الاجمالية التى أخذها النبات من الكبريتات المعلمة، وذلك لبعض عينات الجذر. وتركت العينات الأخرى فى ماء أو محلول لكبريتات الكالسيوم غير المشعة لمدد بلغ أقصاها 120 دقيقة. ولقد سميت هذه الفترة بفترة «الامتصاص العكسى» «desorption»، أثناءها تحركت الكبريتات القابلة للانتشار الحر الى خارج نسيج الجذر. وبغمس الجذور فى محاليل كبريتات الكالسيوم غير المعلمة اتيحت الفرصة أمام حدوث أى تبادل اشعاعى. ولقد لوحظ أنه خلال فترة «الامتصاص العكسى» حدث فقد سريع للكبريتات المعلمة، ثم أعقبتها فترة ثبت فيها المحتوى الاشعاعى للكبريتات بدون فقد (شكل 14-6). وبالطبع يرجع سبب الفقد السريع الابتدائى هذا الى انتشار الكبريتات المعلمة SO_4 من مناطق الجذر التى تسمح بالانتشار الحرّ أو العكسى للأيونات. ولقد



شكل 6-14: فصل الكبريتات، بعد سابق امتصاصها، إلى قسمين: (1) قسم قابل للانتشار، (2) قسم كبريتات الامتصاص الفعال. قبل توقيت الصفر، عرضت جذور نبات الشعير إلى $K_2S^*O_4$ بنسبة تركيز 0.5meq/للتر، لمدّة 60 دقيقة.

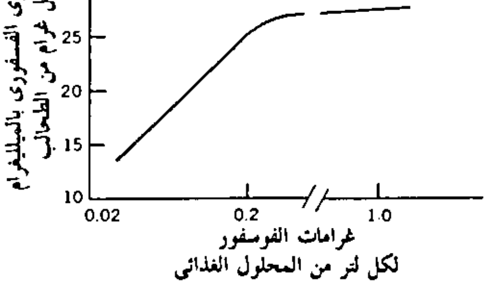
سبق لنا وأشرنا لهذه المناطق باسم الحيز الخارجى. أما الجزء المتبقى من الكبريتات المعلمة فيشير الى تلك الأيونات التى جرى نقلها نقلاً فعالاً الى الحيز الداخلى. أن أيونات الكبريتات المعلمة والموجودة فى الحيز الداخلى، فلا تستطيع الانتشار الى الحيز الخارجى، أثناء فترة الامتصاص العكسى، كما ولا تستطيع أن تتبادل من أجل الحصول على أيونات الـ SO_4 للنظير المستقر فى محلول كبريتات الكالسيوم.

تأثيرات التشبع Saturation effects المشاهدات العديدة التى تدعم مفهوم الحامل كانت قد أوضحت فى حالات تراكيز الملح الأعلى كثيراً فى الوسط المحيط أن معدلات الامتصاص تبدو وكأنها تقترب من نهاية عظمى. وبقول آخر هناك نقطة تشبع saturation point يتم الاقتراب منها عندما تكون كل المواقع الفعالة للحوامل مشغولة بأيوناتها. ويسهل على المرء أن يرى التشابه بين هذه الحالة وبين تأثير التشبع المعروف للغاية فى التفاعلات الانزيمية. إن حقيقة ثبات معدل الامتصاص عند حد أقصى أثناء فترة زمنية طويلة نسبياً، قد توحى لنا بمشاركة عدد محدد من الحوامل تعمل أثناء ذلك بكفاءتها القصوى أن صح التعبير ومن هنا تجد أن المواقع الفعالة الموجودة على الحوامل تبقى فى الحالة السابقة مشغولة طول الوقت فأول ما يطلق أحد الحوامل أيونا حمله الى الحيز الداخلى، سرعان ما يرتبط بأيون آخر من الحيز الخارجى فى النسيج وهكذا. ومن هنا نجد أن الدورة فى حالة نقطة التشبع تكون فى حركة لايمكن الاسراع بهـا أكثر

من سرعتها عن طريق زيادة نسبة تركيز الملح. يوضح الشكل (7-14) مثالاً لتأثير مستويات التركيز فى إمتصاص خلايا نبات الكلوريللا chloralla للفوسفات.

التخصيص Specificity: يعطينا مفهوم الحامل تفسيراً معقولاً لحقيقة أن الجذور تمتص الأيونات بالانتخاب. ويعنى هذا أن الأيونات تمتص بمعدلات متفاوتة، وأنها تتمتع بمستويات مختلفة لتراكمها فى النسيج الجذرى. ويوحى هذا بوجود حوامل تخصصية. ويبدو هذا التخصيص صارماً نوعاً ما بالنسبة للأيونات غير المتشابهة فى سلوكها الكيميائى، بينما يبدو ضعيفا أو حتى لا يوجد بالنسبة للأيونات متشابهة السلوك الكيميائى. لقد أبرز ابستين Epstein وهاجين (20) Hagen أن الايونات الموجبة الاحادية التكافؤ للبوتاسيوم potassium والسيزيوم cesium والروبيديوم rubidium تتنافس فيما بينها فى الاستحواذ على نفس موقع الارتباط. ويعنى هذا أنه من الممكن أن ينخفض معدل إمتصاص الروبيديوم إذا ما أضيف الى المحلول الغذائى الحاوى له كل من البوتاسيوم والسيزيوم. كما وأن زيادة نسبة تركيز الروبيديوم تستطيع التغلب على التأثيرات المثبطة الناجمة عن وجود الايونين الآخرين. لا يثبط كل من الصوديوم sodium أو الليثيوم lithium إمتصاص الربيديوم، مما يؤكد إختلاف مواقع إرتباط أيوناتها. كما وجد أن السيلينات selenate تثبط من إمتصاص الكبريتات بينما ليس لها تأثير يذكر على أمتصاص الفوسفات أو النترات (36).

ويمكننا هنا أن نجد تماثلاً مع فعل الانزيم على مادة الاساس -enzyme



شكل 7-14: المحتوى الفسفوري لنبات الكلوريللا Chlorella التي نمت في محاليل غذائية تحتوي على تراكيز مختلفة للفسفور.

substrate activity. فمن المعروف جيداً فى الدراسات الانزيمية ما يسمى بالتثبيط التنافسى، ويفسر فى الغالب على أساس تجاذب متبادل بين الاساس substrate والمثبط وتنافسهما على المواقع النشطة من الانزيمات. فالحامل، مثله فى ذلك مثل الانزيم يمكن أن يملك موقع ارتباط يجذب أيونين أو اكثر، كما يمكن لهذا الموقع أيضا أن يفاضل بين الأيونات وينتخب ما يشاء، مثلما يفاضل الانزيم بين مواد الاساس substrates المختلفة. ويعتقد الباحث أن أوجه التشابه بين فعاليات الحوامل وفعاليات الانزيمات تقدم دعماً متينا لمفهوم الحوامل في الامتصاص الفعال للأملاح.

سوف نناقش فيما يلى آليتين محتملتين لامتصاص الملح. وتقوم الآليتان على مفهوم الحامل – واحدة منهما تشارك فيها السيتوكرومات، بينما تعمل الأخرى بمساعدة الـ ATP.

مضخة السيتوكروم Cytochrome pump

لاحظ البحاث الأوائل أنه رغما عن اعتماد مراكمة الأملاح على طاقة التحول الغذائى، لم تبدو هناك علاقة كمية تربط بين امتصاص الاملاح وبين التنفس respiration. ولكن الباحثان لونديجارد Lundegardh وبرستروم Burstrom (41) قد ادّعا وجود مثل هذه العلاقة وتربط بين إمتصاص الايونات السالبة وبين ما اسمياه بالتنفس «الايونى السالب» أو «الملحى» "anion" or "salt" respiration. إذ لاحظنا أن معدل التنفس يزيد عندما ينقل النبات من الماء الى محلول ملحى. أما كمية الزيادة فى معدل التنفس عن المعدل الطبيعى أو الاساسى، والتى يسببها نقل النبات أو النسيج من وسط مائى الى وسط ملحى – فتدعى بالتنفس الملحى.

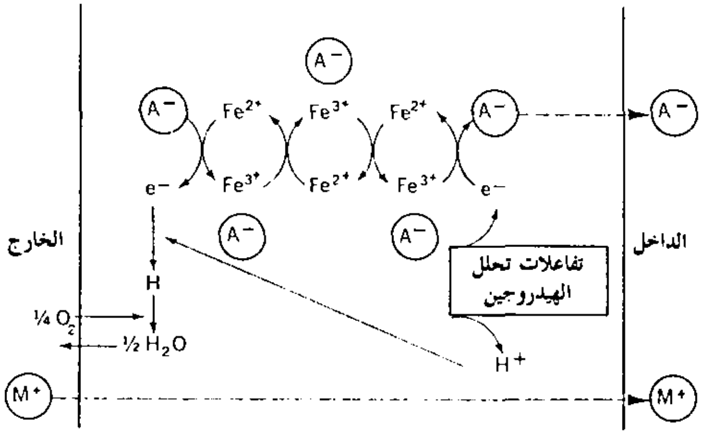
لقد طورت الملاحظات الأساسية الى أبرزها كل من لونديجارد وبرستروم وتوسعت منذ ذلك الحين حتى صارت نظرية متكاملة تعالج الامتصاص الفعال للأملاح، صاغها لونديجارد بنفسه (39،40) وفرضيات هذه النظرية تتلخص فيما يلى:

1- لا يعتمد إمتصاص الأيونات السالبة على إمتصاص الايونات الموجبة، بل يحدث عبر آلية مختلفة تماما.

2- يوجد تباين فى تركيز الأوكسجين oxygen concentration gradient ويبدأ من السطح الخارجى للغشاء حتى سطحه الداخلى، وبذا تشجع عملية الاكسدة عند السطح الخارجى، بينما يزيد الاختزال عند السطح الداخلى.

3- يحدث النقل الفعلى للأيونات السالبة عبر منظومة سيتوكرومية.

لوجود علاقة كمية رابطة بين امتصاص الأيونات السالبة وبين التنفس الملحى، وحيث تغيب هذه العلاقة فى حالة إمتصاص الايونات الموجبة، فقد افترض إقتصار النقل الفعال على الأيونات السالبة وحدها. لقد أدى تثبيط التنفس الملحى، ومن ثم تثبيط إمتصاص الأيونات السالبة بواسطة استخدام السيانيد cyanide أو أول اكسيد الكربون carbon monoxide، الى أن يقترح علينا لونديجارد أن نقل الأيونات السالبة يتم عبر الانزيمات السيتوكرومية المؤكسدة cytochrome oxidase، واحتمال أن تكون السيتوكرومات هى حوامل الأيونات السالبة anion cariers. يوضح الشكل (8-14) تمثيلاً تخطيطياً لنظرية لونديجارد عن السيتوكرومات.



شكل 8-14: تمثيل تخطيطى لنظرية سيتوكروم لانديغارده فى إمتصاص الأملاح. تمتص الانيونات (A^-) إمتصاصا فعّالاً عبر «مضخة السيتوكروم». وتمتص الكيتونات (M^+) إمتصاصاً غير فعال. راجع النص للحصول على مزيد من الشرح.

بنـاء علـى نظريـة لونديجـارد، فان التفاعـلات الجارية بفعـل انزيـم الــــ dehydrogenase، والحادثـة عنـد السطـح الداخلـــى، تنتـــج بروتونـــات (H^+) والكترونـات (e^-). وتتحـرك الالكترونـات الناتجـة الـى الخـارج عبـر سلسلـة سيتوكرومية cytochrome chain، بينما تتحرك الأيونات السالبة الى الداخل. عند السطح الخارجى للغشاء يتأكسد حديد السيتوكروم السابق اختزاله فاقـداً فى ذلك أحد الكتروناته ومكتسباً ايون سالب عوضا عنه. ومن ثم يتحد الالكترون الطليق مع بروتون واوكسجين مكوناً الماء. وعند السطـح الداخلـى، يختـزل حديد السيتوكروم السابق اكسدته عبر إضافة الكترون اطلق عبر تفاعل اشترك فيه انزيم dehydrogenase. ويطلق الأيون السالب عند السطح الداخلـى فى هذا التفاعل الأخير. وتمتص الأيونات الموجبة إمتصاصاً غير فعال فى سبيل موازنة فرق الجهد الناتج عن مراكمة الأيونات السالبة على السطح الداخلى.

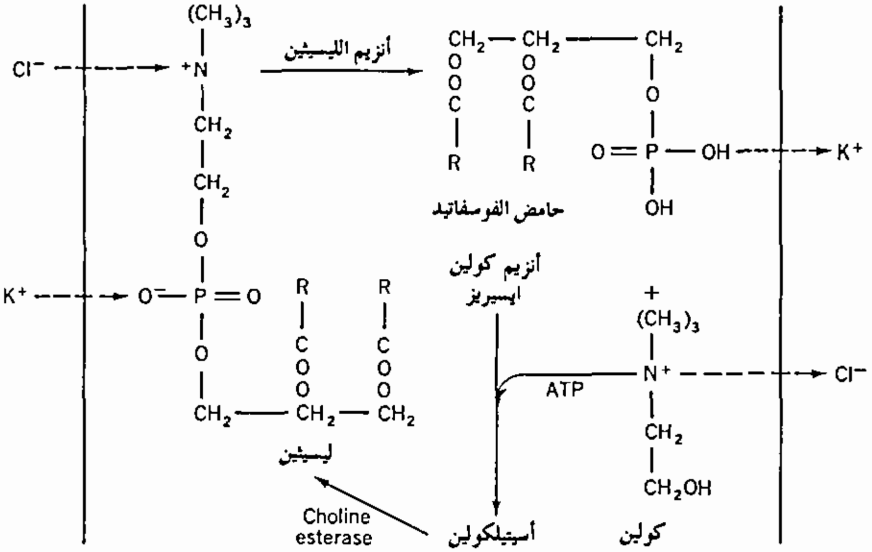
رغماً عن أن نظرية النقل السيتوكرومى تمنحنا صورة جلية عن كيفية مشاركـة طاقة التحولات الغذائية فى عملية الإمتصاص الأيونى، إلاّ أنها لم تحظى بالقبـول العام، بل واجهت إنتقـادات العديـد من الباحثيـن. وعلـى سبيـل المثـال، وجـد روبرتسون Robertson وآخرون (51) أن 2،4 - dinitrophenol (DNP)، وهـو عامـل مثبط للفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation يزيد من التنفس، ولكنه يقلل من الإمتصاص الملحى. وينتج عن هذا أنه يجب إدخال الفسفرة فى أيـة نظريـة للمراكمة الأيونية. وبهذا يقع الاقتراح الأصلى بأن الأيونات السالبة وحدها هى التى تستطيع تحفيز التنفس، تحت طائلة النقد الشديد. فمثلاً وجد كل من هاندلى Handley وأوفرستريت Overstreet (22) أن كلاً من أيونات البوتاسيوم والصوديوم قد حفزت التنفس. وأخيرا إذا ما أخذنا بوجود حامل واحد لكل الأيونات السالبة، لظهر جليا بين الايونات السالبة التنافس على الاستحواذ على مواقع الارتباط. ويتناقض هذا بطبيعة الحال مع ماسبق ايراده فى نقاشنا من حقيقة عدم وجود تنافس بين الأيونات السالبة للكبريتات، والنترات والفوسفات.

آلية الحمل بمشاركة الـ (ATP) Carrier mechanism involving ATP

يصبح اكتشاف كل من روبرتسون وآخرين (51) تثبـط الـ (DNP) لعمليـة

الامتصاص الملحى، دليلاً قوياً على مشاركة الـ (ATP) فى الامتصاص الملحى الفعال. فالتراكيز المنخفضة من الـ (DNP) سوف تعيق تماما تكوين الـ (ATP)، ولا يؤثر ذلك بالزيادة أو النقصان فى التنفس.

لقد قدم بينيت – كلارك Bennet - Clark (2) آلية مقترحة للامتصاص الفعال للأملاح تستفيد من الـ (ATP). إذ اقترح الباحث إحتمال أن تكون الدهنيات الفوسفورية phospholipids على جانب من الأهمية فى عملية نقل الأيونات عبر الأغشية الصماء impermeable بدون هذا الاقتراح. وأثناء هذا النقل يخلّق الليسيثين lecithin، وهو من الدهنيات الفوسفورية ويهدرج (يتميع) باسلوب دورى، مكتسباً فى ذلك الأيونات عند السطح الخارجى، ومطلقاً إياها بالهدرجة hydrolysis الى الحيز الداخلى ويتطلب تخليق أحد مكونات هذه الدورة الفسفاتيدية phosphatide cycle على أقل تقدير، وجود الـ (ATP). يوضح الشكل (9-14) رسماً تخطيطياً «للدورة الفسفاتيدية» وكيفية أدائها أثناء النقل الأيونى.



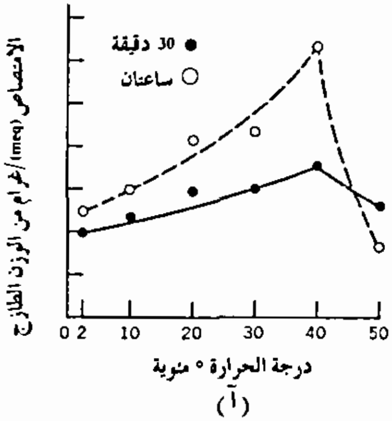
شكل 9-14: تمثيل تخطيطي للدورة الفوسفاتيدية. الى اليسار، تلتقط الأيونات من الحيز الخارجي بواسطة الليسيثين. يسبب التحليل الهيدروجيني لمجمع الليسيثين الأيوني في إطلاق الأيونات إلى الحيز الداخلي. ومن ثم يعاد تخليق الليسيثين.

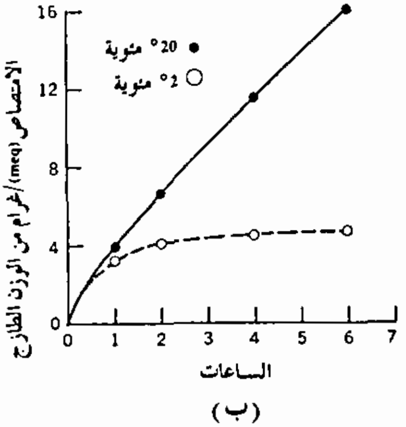
العوامل المؤثرة فى امتصاص الأملاح
Factors affecting salt absorption

تتعرض النشاطات الفيزيائية والكيميائية الحيوية فى الكائنات الحية لتأثير البيئات الخارجية والداخلية المحيطة بها. ولا يكون إمتصاص الأملاح استثناء من هذا. إذ يتسارع أو يتباطأ أو يحتفظ بتوازن دينامى dynamic equilibrium متأثراً بمجمع من العوامل المتشابكة ودائبة التغير. لقد تعلم الباحث دراسة تأثير عوامل منفردة بواسطة التحكم فى البيئة المحيطة وتفحص تأثير العامل المنفرد موضع البحث. ولقد تم ذلك أثناء دراسة إمتصاص الأملاح، بما أدى الى حصولنا الآن على صورة واضحة المعالم تقريبا، رغم إفتقارها لصفة الاكتمال، عن كيفية تتابع خطوات هذه العملية فى الطبيعة ببيئتها التى لا تثبت على حال. وسوف نناقش فيما يلى تأثير درجة الحرارة والرقم الهيدروجينى (pH) والضوء والاوكسجين والشد oxygen tension والتفاعل والنمو على إمتصاص الأملاح.

درجة الحرارة Temperature

يؤدى إرتفاع درجة الحرارة عموماً الى تسارع فى عملية إمتصاص الأملاح. ولكن تأثير درجة الحرارة على امتصاص الاملاح محصور فى مدى ضيق نسبياً. فعلاوة على الاسراع بامتصاص الملح، فسوف يؤدى إرتفاع درجة الحرارة الى





شكل 10-14 : (آ) تأثير درجة الحرارة على امتصاص أيونات البوتاسيوم بواسطة شرائح أنسجة الجزر carrot المغسولة، خلال ثلاثين دقيقة، وساعتين. (ب) إمتصاص أيونات البوتاسيوم بواسطة شرائح أنسجة الجزر المغسولة، خلال فترة مطولة من الوقت، وتحت درجة حرارة 2° مئوية، ودرجة 20°م.

مستوى يتجاوز حد أقصى لها، الى تثبيط الامتصاص ومن ثم الى إيقاف العملية تماما (شكل 14-10). والارجح تماما أن تحدث التأثيرات المثبطة الناتجة عن إرتفاع درجة الحرارة بسبب عملية denaturation of enzymes(فقد الانزيمات لخواصها الطبيعية)، تلك الانزيمات المشاركة إما فى إمتصاص الاملاح مباشرة، أم فى تخليق بعض المكونات الضرورية لامتصاص الاملاح.

يتأثر كل من عمليتى الامتصاص الفعال وغير الفعال بتغيرات درجة الحرارة. فمثلاً يعتمد معدل الانتشار الحر على طاقة حركة الجزيئات أو الأيونات المنتشرة، وتعتمد هذه الطاقة بدورها على درجة الحرارة. وبهذا فسوف يؤدى خفض درجة الحرارة الى تباطؤ أى عملية تعتمد على الانتشار الحر. وسوف يبطىء انخفاض درجة الحرارة بالطبع التفاعلات الكيميائية الحيوية الداخلة فى النقل الفعال.

درجة تركيز أيونات الهيدروجين Hydrogen ion concentration

يتأثر مدى إتاحة الأيونات فى التربة، وهو ماناقشناه فى الفصل السابق، بدرجة تركيز أيونات الهيدروجين تأثيرا عميقا. فتغير مقدار الـ (pH) تؤثر فى تأين المحاليل الكهربائية electrolytes أو فى رقم التكافىء valence number للأنواع المختلفة من الأيونات. ولنذكر مثلاً: يعتبر أيون الفوسفات أحادى التكافؤ $H_2PO_4^-$ هو أنسب أشكال الفوسفور التى يسهل على النبات الانتفاع بها. ولكن كلما إقترب الوسط المحيط من (pH) أكثر قلوية، يصبح متوفراً إنتاج الفوسفات ثنائى التكافؤ (HPO_4^{2-}) ثم ثلاثى التكافؤ (PO_4^{3-}). ونجد أن الأيون ثنائى التكافؤ متاح بالكاد (بصعوبة) للنبات، بينما يكون الأيون ثلاثى التكافؤ غير متاح بالمرة. وحيث يسهل على النبات إمتصاص أيونات الفوسفات أحادية التكافؤ، عن تلك ثنائية التكافؤ، يظهر تسارع فى إمتصاص الفوسفات عند الرقم الهيدروجينى (pH) الحامضى. ولقد أشار روبرتسون (50) إلى أن النبات اذ يمتص البورون فى صورة حامض غير متحلل H_3BO_3—undissociated acid، أو فى صورة أيون الـ $H_2PO_3^-$، يتأكد إمتصاص البورون أيضا بسرعة تزيد مع انخفاض الـpH. وعلى النقيض من الملاحظات السابقة في حالة الأيونات السالبة نجد أن زيادة مقدار الـpH تحبذ إمتصاص الايونات الموجبة cations.

هناك العديد من التجارب التى أظهرت تأثيراً طفيفا لتغيرات الـ pH، مقاسة بالنمو (50). تحدث تأثيرات مرموقة من جراء تغير الـ pH، عندما تثبط درجة إتاحة الأيونات. ومع ذلك، إذا ماكانت درجة تركيز الأيونات عالية بصورة كافية، يصبح متعذراً إظهار شح ذلك الأيون فى النبات ضمن المدى الفسيولوجى للـ pH. ومن البديهى أنه إذا ماتجاوزنا المدى الفسيولوجى لقيم الـ pH. فسوف نتوقع الحاق الضرر بأنسجة النبات وكذلك فى حوامل الايونات مما يثبط فى نهاية الأمر من حدوث إمتصاص الأملاح.

الضوء Light

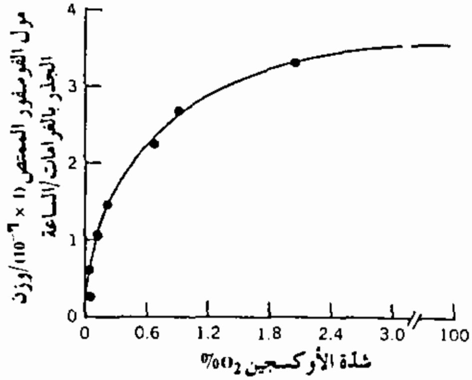
أن تأثير الضوء على انفتاح الثغور وإنغلاقها، وكذلك على عملية البناء الضوئى يؤثر تأثيرا غير مباشر على امتصاص الأملاح. فالثغور المفتوحة تزيد من الدفق الكتلى mass flow للماء فى مجرى النتح Transpiration stream، وبهذا يمكنها التأثير بصورة غير مباشرة فى أمتصاص الأملاح. تستمد عملية إمتصاص الاملاح وصعودها فى النبات الطاقة من مصدرها الناتج عن عملية البناء الضوئى، كما يقوم الأوكسجين المحرر من العملية بتحسين ظروف الامتصاص الفعال للأيونات.

الشد الأوكسجينى Oxygen tension

بسبب غياب الأوكسجين يتم تثبيط الطور الفعال active phase لامتصاص الأملاح. ولقد كانت هذه الملاحظة بحق هى من أقوى العوامل التى دعمت أولى نظريات النقل الفعال. ويمكن الوقوف على التأثير الحاد للأوكسجين فى علمية إمتصاص الفوسفات من شكل (14-11).

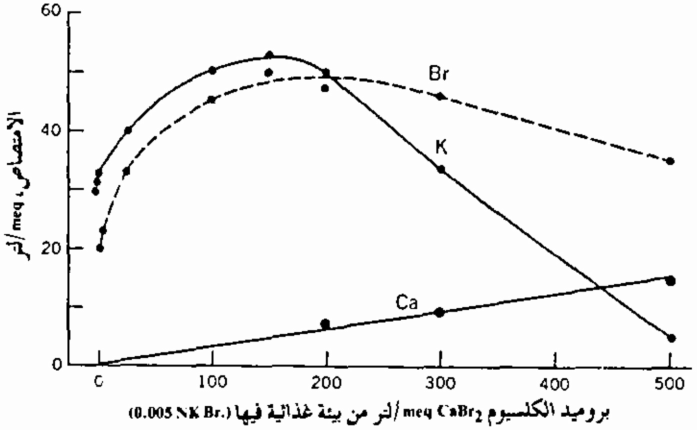
الفعل التبادلى Interaction

من المعروف جيداً أن امتصاص أحد الأيونات ربما يتأثر بوجود أيون آخر. ففى أحد الدراسات التى جرت على امتصاص جذور الشعير barley لملح KBR،



شكل 14-11 : تأثير الأوكسجين على إمتصاص الفوسفات بواسطة جذور الشعير المنقوعة فى محاليل الفوسفات 1×10^{-4}M (pH4).

وجد الباحث فييت Viets (57) أن إمتصاص البوتاسيوم يتأثر بوجود الكالسيوم والمغنسيوم وايونات موجبة أخرى متعددة التكافؤ فى الوسط الخارجى. إن التأثير المزدوج لوجود الكالسيوم على إمتصاص كل من البوتاسيوم والبرومين قد لاحظه فييت أيضا. إذا وجد أن إمتصاص كل من البوتاسيوم والبرومين قد قل فى غياب الكالسيوم كما قل أيضا عندما تواجد الكالسيوم بنسبة تركيز تزيد عن حد أقصى (شكل 14-12). كما لاحظ الباحث أفرستريت وآخرون (45) مثل ذلك التأثير للكالسيوم. ويتأثر إمتصاص المغنسيوم كذلك تأثيراً عكسياً بوجود الكالسيوم (44).



شكل 14-12 : تأثير الكلسيوم على إمتصاص البوتاسيوم (K) والبروم (Br). لاحظ أن امتصاص كل من البوتاسيوم والبروم فى ظروف نسبة منخفضة من تركيز الكلسيوم، سوف يزيد. ومع زيادة نسبة تركيز الكلسيوم، يثبط إمتصاص البوتاسيوم والبروم.

إن الفعل التبادلى لعدة أيونات (K ،Cs ،Li ،Rb ،Na) قد وصف من قبل الباحثين ايبستين Epstein وهاجين Hagen (20) كتنافس للاستحواز على مواقع الارتباط على الحوامل. فمثلا وجد الباحثان أن البوتاسيوم والروبيديوم rubidium والسيزيوم cesium تتنافس جميعها فيما بينها على موقع ارتباط مشترك. ومن جهة أخرى لا يتنافس الليثيوم والصوديوم فيما بينهما بسبب أن كل منهما موقع إرتباط خاص به. ولقد وجد مؤخراً أن الباريوم والكالسيوم والسترونتيوم strontium تتنافس فيما بينها على موقع ارتباط مشترك، لا يشارك فى علمية الامتصاص الفعال للمغنسيوم (21).

وعل مايبدو فإن الفعل التبادلى بين الأيونات يرتبط أساساً بمدى إتاحة مواقع الارتباط على الحوامل وتخصيصها. فإذا ماتوفرت مواقع الارتباط بصورة كافية، يتضاءل تأثير الفعل التبادلى ومن ثم تمتص الأيونات ذات مواقع الارتباط المشتركة بكفاءة قصوى. وإذا كان موقع الارتباط الخاص بأيون ما عالى التخصص لهذا الأيون، لايجب أن يتأثر إمتصاص هذا الأيون بوجود أيونات أخرى.

النمو Growth

يمكننا خلال فترة زمنية قصيرة دراسة إمتصاص الأملاح بواسطة أنسجة النبات بدون تداخل من نمو النبات. ولكن إذا ماطالت مدة الدراسة، ربما يتأثر إمتصاص الأملاح تأثراً كبيراً بالنمو. إذ يمكن أن يسبب نمو النسيج أو النبات في زيادة المساحة السطحية، وعدد الخلايا، وتخليق مواقع إرتباط جديدة، أو حوامل جديدة، وكلها من العوامل التى سوف تحفز بالضرورة إمتصاص الأملاح. كما وأن زيادة حجم الماء الذى تمتصه الخلية أثناء نضوجها ربما تتسبب في تخفيف التركيز الداخلى للأملاح، وبذا تتسبب في زيادة فعاليات الامتصاص.

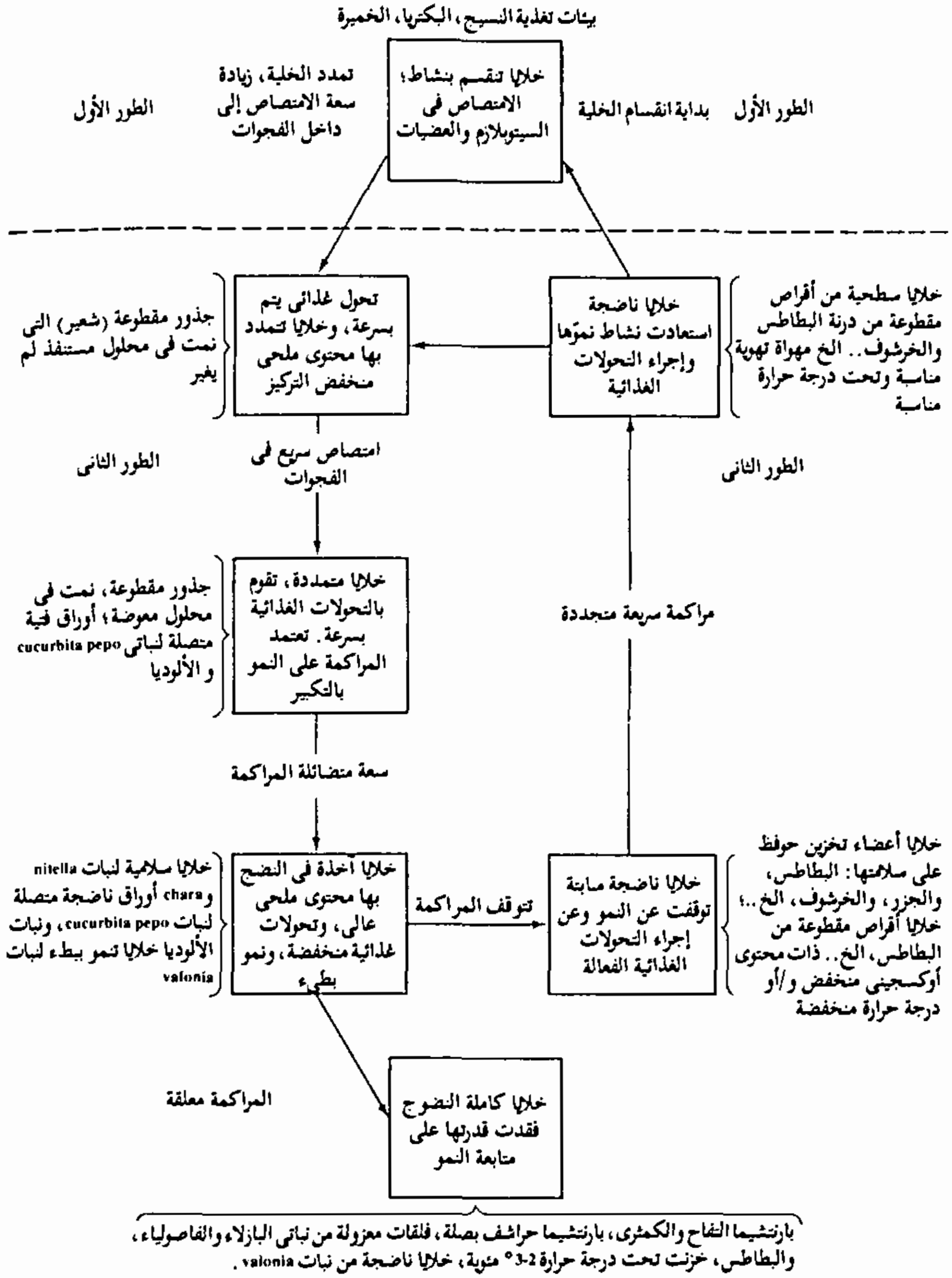
عند التعامل مع نمو نبات مكتمل، بدلاً من نسيج منه، علينا أخذ أطوار النمو المختلفة فى الاعتبار، جنباً الى جنب مع تأثيرها على إمتصاص الأملاح. ولنأخذ مثلا: كلما زاد عمر الجذر، فان الكثير من المساحة السطحية له التى كانت

تشارك فى إمتصاص الأملاح، يشتد تحولها الى أنسجة سيوبرينية suberized tissues، وبذا تصبح غير قادرة على امتصاص الملح. يتسبب تطور المجموع الخضرى وما يصاحبه من نشاطات التحول الغذائى فى إرتفاع الطلب على كثير من العناصر. وكما أشرنا فى السابق أيضا، يصاحب الزيادة فى نمو المجموع الخضرى عادة زيادة فى تحرك الماء، الذى يمكن أن يؤثر فى الامتصاص غير الفعال للاملاح وتوزيعها. لقد لخص الباحثان ستيوارد Steward وستكليف Sutcliffe (54) تأثير النمو وتحولات الغذاء على مراكمة الأملاح، ويصور الشكل (13-14) هذا الملخص.

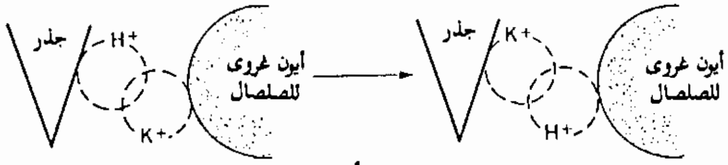
الانتقال Translocation

بعد أن ناقشنا مختلف آليات إمتصاص الاملاح ومراكمتها، يبدو تساؤل عن الكيفية التى تنتقل بها هذه الأملاح فى النبات؟. لقد تم شرح مدى اتاحة الغذاء فى التربة فى حالتيها السائلة والصلبة فى نظريتين: (1) نظرية التبادل بالتماس the contact exchange theory (2) نظرية تبادل حامض الكربونيك the carbonic acid exchange theory. ولقد تعرض كل من الخطين الفكريين للدفاع عنهما أو إنتقادهما، غير أنهما لا يزالان محتفظين بحسن شرحهما لمدى اتاحة الاملاح المعدنية الموجودة فى التربة بالنسبة للنبات، (شكل: 14-14).

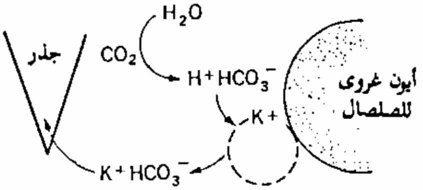
بناء على رأى واضعى نظرية التبادل بالتماس – جينى H. Jenny، و أوفرستريت R. Overstreet (30، 31)، يمكن أن تتبادل الأيونات من أحدى مواد الامتزاز adsorbent الى مادة أخرى (كما يحصل بين غرويات الطين clay colloids والجذر root) بدون مشاركة من مواد التحليل الكهربائى الحر free electrolytes. ويعنى هذا إمكانية إمتزاز أحد الأيونات من قبل جذر النبات بدون أن يسبق ذلك إذابته فى محلول التربة. ويفسر المؤلفان ذلك بوصفه تراكب overlapping فى حيزى ذبذبة الأيونات الممتزة. إن الأيون الذى يمتز كهروستاتيكيا electrostatically الى أحد الجسيمات، مثل جذر النبات، أو الى جزىء أو أيون غروى clay micelle للطين، لايكون وثيق الارتباط به – بل نجده



شكل 14-13 : مراكمة الأملاح بالنسبة للنمو والتحولات الغذائية. فى الطور الأول يتم التأكيد الرئيسى على إرتباط الأيونات بمواقع مخصصة، التى لها المقدرة على التضاعف. يجرى التأكيد فى الطور الثانى على الافراز الفعال من الفجوات.



(أ)



(ب)

شكل 14-14 : تمثيل تخطيطى لكل من (آ) نظرية التبادل بالتلامس، (ب) نظرية تبادل حامض الكربونيك.

يتذبذب فى حيز صغير محدود من الفراغ فإذا أقتربت مادتين من مواد الامتزاز من بعضهما بدرجة كافية، ربما يتراكب حيز ذبذبة أيون سبق إمتزازه على أحد الجسيمات مع حيز ذبذبة أيون آخر سبق إمتزازه على جسيم آخر، ومن هنا ربما يقع تبادل أيونى بينهما (شكل: 14-14 أ).

يلعب محلول التربة دوراً هاما فى نظرية تبادل حامض الكربونيك، يتلخص فى أن الحامض يوفر الوسط اللازم لتبادل أيونى بين الجذر وبين جزيئات التربة الغروية clay micelles. وبناء على هذه النظرية فإن ثانى اكسيد الكربون المحرر من عملية التنفس الحادثة فى الجذر سوف يكون حامض الكربونيك (H_2CO_3) ويكون الأخير متماساً مع محلول التربة. ويتحلل حامض الكربونيك فى محلول التربة مكوناً ايوناً موجباً (H^+) وايونا سالباً (HCO_3^-). ومن هنا تنتشر أيونات الهيدروجين الى الجزيئات الغروية للطين، حيث يمكن تبادلها مع ايونات موجبة ممتزة على سطح جزيئات التربة. أما تلك الايونات الموجبة التى كانت ممتزة أصلاً على سطح صلصال التربة فتطلق الى محلول التربة، وهناك تصبح حرة فى الانتشار الى سطح الجذر حيث يمكن إمتصاصها بالتبادل مع ايون (H^+) أو فى صورة أزواج من الأيونات مع البيكربونات (شكل: 14-14 ب).

يعتبر إمتصاص الجذور الفعلى للاملاح إمتصاصا فعالاً وغير فعال فى نفس

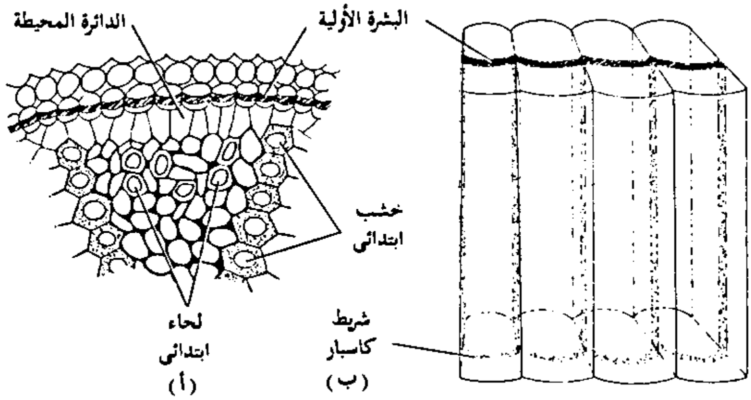
الوقت. فتحرك الاملاح الى الحيز الحر الظاهرى هو إمتصاص غير فعال، وهو الذى يتيح الفرصة أمام الانتشار الأيونى الحر - هناك بعض الارتباك حول تحديد المساحة من الخلية التى يحتلها الحيز الحر الظاهرى. فبعض الباحثين، مثل ليفيت (37) يعتقد بأن هذه المساحة محددة بكونها جدار الخلية. ولكن باحثين آخرين قد أشاروا الى أن جزءاً من سيتوبلازم الخلية يمكن أيضا أن يدخل ضمن الحيز الحر الظاهرى. أما الحيز الداخلى، حيث تراكم الأملاح الى نسب تركيز تزيد عن تلك التى فى الوسط الخارجى، فيعتقد بأنه يشمل جزءاً من السيتوبلازم والفجوة. وبأخذ الصورة المرسومة أعلاه فى الاعتبار، علينا الآن أن نحدد كيفية تحرك الملح الممتص من السطح الخارجى للجذر، عبر القشرة cortex، ثم الى حيزات lumina خلايا التوصيل الميتة الخاصة بالانسجة الوعائية stele.

ويعتقد عموماً أن الأيونات الممتصة تتحرك بحرية كبرى داخل الجذر حتى تصل الى القشرة الداخلية endodermis، وبعدها يتأخر تغلغها بسبب شريط كاسبار Casparian strip. أن الحسابات التى أجراها كل من بتلر Butler (12) و ايبستين (18) لتقدير حجم الحيز الحر الظاهرى، قد دعمت كثيراً من الاعتقاد بأن طاقة التحولات الغذائية لايحتاج إليها لكى تصل الأملاح المعدنية الى القشرة الداخلية. فإذا مافرضنا أن جزءاً من السيتوبلازم يحتله الحيز الحر الظاهرى، يصبح من المحتمل كثيراً أن تتحرك الأيونات المنتشرة دونما عائق نسبياً خلال جدران الخلية المبتلة وكذلك بلازموديسماتا (الروابط البلازمية) plasmodesmata خلايا القشرة متجهة الى القشرة الداخلية. وفى هذا الخصوص يمكن أن يكون كل سيتوبلازم خلايا القشرة مترابطاً عبر البلازموديسماتا، وهى التراكيب التى تتيح مسارات جيدة لحركة الأملاح. يدعى مجمع السيتوبلازم وجدائل strands الاتصال البينى - السيمبلاست symplast.

كان شرح كيفية نقل الاملاح عبر البشرة الأولية، ومرورها خلال حيزات lumina الأوعية الخشبية، حيث تتم مراكمتها عكس فرق التركيز، كان كل ذلك من المشاكل المحيرة للعديد من السنوات - وحيث أن تراكم الأملاح في فجوات الخلايا هو عملية فعالة، فهو أيضاً عملية تدخل فيها طاقة التحول الغذائى

حيث ينتفع بها فى مراكمة الاملاح فى الأوعية الخشبية. تقيم خلايا القشرة الداخلية من نفسها حاجزاً أمام الانتشار غير الفعال للأيونات، ويعتقد بأن السمة الحاكمة فى هذا المجال تكمن فى شريط كاسبار. فشريط كاسبار هو حزام من السيوبرين suberin موجود فى الجدار الابتدائى الذى يحيط تماما بكل خلية من خلايا القشرة الداخلية، وفى أغلب الحالات يعبر الصفائح الوسطية middle lamella، مكونا بذلك تركيبا سيوبرينياً يحيط بالجذر بلا انقطاع (شكل: 15-14). أضف الى ذلك أن البروتوبلاست مضمون اتصاله بهذا الحزام. وبسبب وجود هذا الشريط، لا يمكن للمواد فى صورة محاليل أن تمر بين جدران خلايا القشرة الداخلية أو من خلالها. كما لا تستطيع هذه المواد أيضا أن تمر بين البروتوبلاست وبين الجدار، وذلك بسبب التوصيل المحكم بين البروتوبلاست وبين الجدار، وذلك بسبب التوصيل المحكم بين البلاوتوبلاست وبين شريط كاسبار. ومن هنا يتحدد المسار الوحيد المتاح - الا وهـو من خلال البروتوبلاست.

لقد اقترح الباحثون العديد من النظريات لتفسير مسار الأملاح عبر القشرة الداخلية الى أن تصل الى الخشب. وأحدى هذه النظريات التى يبدو أنها تتمتع باجماع القبول تقريبا قد اقترحها كل من كرافت Crafts وبروير Broyer (16)



شكل 15-14 : (آ) موقع البشرة الأولية وشريط كاسبار بالنسبة للحاء والخشب فى جذر نبات نجمة الصباح morning glory (convolvulus arvensis)؛ (ب) رسم تخطيطى لأربع خلايا من البشرة الأولية توضح استمرارية شريط كاسبار.

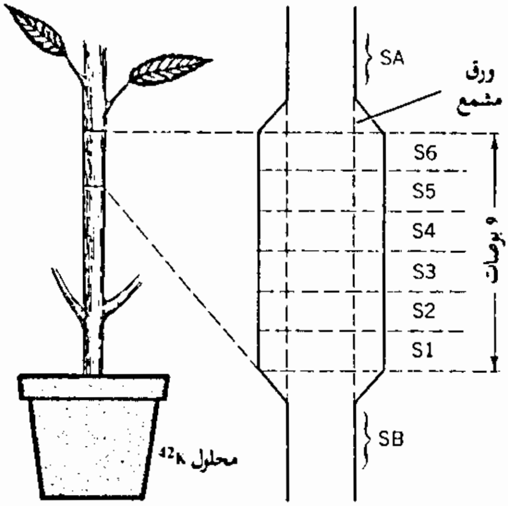
يقول هذان الباحثان بوجود تدرج لانخفاض تركيز الأوكسجين وارتفاع تركيز ثانى اوكسيد الكربون يبدأ بالقشرة وينتهى عند أوعية التوصيل (الاسطوانة الوعائية). ويعنى هذا أن الخلايا الحية الموجودة فى منطقة الأوعية الخشبية مباشرة ستنال قدراً ضئيلاً من نشاطات التحول الغذائى. وحيث تكون الطاقة مطلوبة لمراكمة الأملاح عكس فرق تركيزها، ثم الاحتفاظ بهذا الملح، فإن هذه الخلايا المذكورة سوف تفقد أملاحها، على عكس مايحدث فى خلايا القشرة (15). وحيث يستحيل الانتشار المرتد من خلال شريط كاسبار، لايبقى غير تحرك الاملاح باتجاه وحيد فقط - فقد الاملاح الى تجاويف lumina الأوعية الخشبية.

تداول الأملاح المعدنية Circulation of miniral salts

تنقل الأملاح بعد مراكمتها فى الأوعية الخشبية للجذر، الى المجموع الخضرى shoot، وعند وصولها الى الأخير توزع ثم يعاد توزيعها من جديد الى كل أجزاء النبات. فعلى سبيل المثال فإن الأملاح المعدنية التى ترسبت فى أوراق المجموع الخضرى ربما تسحب أولاً أفقيا ومن ثم تنقل الى أجزاء أخرى للنبات (مثلاً الى المناطق التكاثرية reproductive areas أو الى الأوراق الفتية). كما ربما توجد أيضا إعادة توزيع عامة للعناصر عالية الحركة highly mobile فى النبات.

يتم تداول العناصر بوجه عام فى الانسجة الوعائية vascular tissues. ولقد كان من الأمور الشاقة فعلاً تحديد أى الأنسجة الوعائية مسئولة عن تزويد مسار للأملاح كى تعبر من منطقة ما الى منطقة أخرى فى النبات، ولقد عكف على دراسة ذلك إختصاصيو فسيولوجيا النبات، ولم يتمكنوا من ذلك قبل اكتشاف طرق التعقب بالنظائر المشعة radioactive tracers. ومنذ إدخال هذه الطرائق، تم اكتشاف عدة مسارات مختلفة تنتقل عبرها الأملاح. سوف نناقش فيما يلى حركة الأملاح فى الخشب، وفى اللحاء، وانتقالها أفقياً بين هذين النسيجين، ثم الخارجة من الورقة.

إنتقال الاملاح فى الخشب Translocation of salts in the xylem : إنطلاقا من الشواهد المتراكمة من خلال الثلاثة عقود الماضية، ازدادت درجة يقيننا بأن الأملاح التى تراكمت فى الأوعية الخشبية للجذر، تحمل الى أعلى مع مجرى النتح. لقد تم استعراض ظاهرة إنتقال الأملاح الى أعلى فى انسجة الخشب بطرق عديدة. لقد أظهرت تجارب الحولقة ringing التى أجراها بعض الباحثين (13، 43، 47) أن إنتقال الاملاح الى أعلى لم تعقه ازالة أنسجة اللحاء. فكمية كبيرة نسبياً من الأملاح الذائبة قد تم تعقبها فى عصارة الخشب xylem sap عن طريق التحليل المباشر. وإذا ماكانت الأملاح تحمل الى أعلى فى مجرى النتح، كان باستطاعة المرء ملاحظة زيادة فى إمتصاص وصعود الأملاح من جراء إحداث زيادة فى معدل النتح. ولقد سجلت هذه الملاحظة من قبل أرنون وآخرين (1) أجروا أبحاثهم على نبات الطماطم. فلقد وجدوا أن الفوسفات المشعة المعلمة قد صعدت الى قمة نبات الطماطم بسرعة اكبر كثيراً فى ظل ظروف شجعت حدوث نتح عال (مثل أشعة الشمس الساطعة)، عن سرعة صعودها فى ظروف لا تشجع هذا النتح. كما أبرز ستُكليف (56) أنه إذا ماثبط النتح فى ورقة عن طريق تغطيتها بكيس من البلاستيك الشفاف، يقل تبعا لذلك إنتقال الاملاح المعدنية الى هذه الورقة بالذات بدرجة ملموسة.



شكل 14-16 : طريقة لتعقب نقل الأملاح إلى أعلى وجانبيا. لقد تم فصل قلف نبات willow عن خشبه بواسطة شريط من الورق المشمع عرضه 9 بوصات بدون الحاق أذى بالقلف أو الخشب. ترك النبات ليمتص البوتاسيوم المشع ^{42}K لمدّة 5 ساعات، قبل تحليل مقاطع معالجة وأخرى سليمة للكشف عن البوتاسيوم المشع. يمكن الاطلاع على نتائج التحاليل فى الجدول (14-1).

لقد تأتى للباحثين ستاوت Stout وهوجلاند Hoagland (55) التوصل الى شواهد مقنعة للغاية على أن مسار النقل الصاعد للاملاح يكون من خلال نسيج الخشب، وذلك باستعانتها بالتعقب بالنظائر المشعة. لقد اعتنى المؤلفان بفصل القلف bark والخشب عن ساق نبات الصفصاف willow طولها تسع بوصات (225مم). ولقد أدخلت ورقة مغطاة بالشمع بين الخشب والقلف. وكانت الطرق المتبعة بحيث حوفظ على استمرارية أنسجة كل من الخشب والقلف دون إخلال، كما لم يمس النبات بأذى أثناء ذلك. واتيح للنبات إمتصاص بوتاسيوم مشع لمدة خمس ساعات، ومن ثم جرى تحليل مقاطع من الساق المعالجة للكشف عن البوتاسيوم المشع (شكل: 14-16، وجدول: 14-1).

تبين القراءات المعطاة فى كل من الشكل والجدول بوضوح تام أن البوتاسيوم قد جرى نقله الى أعلى عبر نسيج الخشب. وعلاوة على ذلك أظهر تحليل المقاطع الأعلى والأدنى من جزء الساق المعزول قلفه، أنه قد حدث تبادل عرضي للبوتاسيوم بين الخشب واللحاء وذلك بسهولة ويسر، إلاّ أن متابعة نقل البوتاسيوم الى الأعلى أو الأسفل قد تخلفت عن معدلها. وإذا ما افترضنا أن الورقة المشمعة التى ادخلت لتعزل القلف عن الخشب صماء تماما بالنسبة للبوتاسيوم المعلم والمحمول فى مجرى النتح، يكون علينا أيضا افتراض حدوث القليل (حتى ولو القليل جداً) من النقل عبر نسيج اللحاء. ويقوم هذا الافتراض

جدول 14-1 : نتائج التجربة الموضحة في شكل (14-16 آ).

القسم	الفرع المعرى stripped branch		الفرع غير المعرى unstripped branch	
	^{42}K الموجود في القلف bark ppm.	^{42}K الموجود في الخشب wood ppm.	^{42}K الموجود في القلف bark ppm.	^{42}K الموجود في الخشب wood ppm.
SA	53.0	47	64	56
S6	11.6	119		
S5	0.9	122		
S4	0.7	112	87	69
S3	0.3	98		
S2	0.3	108		
S1	20.0	113		
SB	84.0	58	74	67

على قاعدة من تعقب كميات صغيرة من الاشعاعية فى القلف الموجود على طول المنطقة المعزولة. لقد استعرضت تجربة ستاوت وهوجلاند أيضا أن نقل الأيونات الى أعلى يحدث عادة فى نسيج الخشب، وأن تبادل عرضى بين الخشب والكمبيوم واللحاء يحدث بسهولة تامة. ولقد وضح مؤخراً هذا التبادل بين النسيج الوعائى عبر الكمبيوم وذلك فى نباتى القطن cotton والفاصولياء beans (7،6).

النقل العرضى للأملاح Lateral translocation of salts : لقد لاحظنا من خلال التجربة السابقة أنه توجد حركة عرضية أخرى علاوة على نقل الاملاح الى أعلى. وتتم هذه الحركة بين الأنسجة الوعائية. وعلى وجه العموم فإن نسيج الخشب مفصول عن نسيج اللحاء بواسطة طبقة من خلايا حية، تعد استمراراً للنسيج الكمبيومى cambial tissue. ويعتقد أن نسيج الكامبيوم هذا يمكن أن يكون مسئولاً الى حد ما عن تنظيم كمية الأملاح المحمولة الى الأعلى فى مجرى النتح. ومن الواضح أن إذا لم يتم تنظيم عملية تحرك الاملاح الى أعلى بطريقة ما، لم تكن لتلبى حاجة بعض مناطق النبات من الأملاح. إذ يوجد الكمبيوم فى وضع يسمح له بالقيام بالتحكم بحركة الأملاح الى أعلى، والى أسفل والحركة الجانبية أيضا، سواء من ناحية قدراته فى تحليل الغذاء أو قدراته الفيزيائية أيضا. لقد اقترح بيدالف Biddulf (4) بأن تكون المراكمة الفعالة للاملاح بواسطة خلايا الكمبيوم قادرة على القيام بدور المراقب المانع لحدوث كنس «بلاتمييز indiscriminate» للاملاح الى أعلى عبر مجرى النتح.

إن التفرقة بين مختلف الاملاح المعدنية المحمولة عبر مجرى النتح، تلك التفرقة التى يقوم بها النسيج الكمبيومى من الممكن أن تحدث فعلاً. فمثلاً، إذا ما تواجد عنصر معين بنسبة تركيز كبيرة فى اللحاء، وكان هناك توازن بين اللحاء والكمبيوم، فالاحتمال الاكبر أن يكون تدخل مسار هذا العنصر الى مجرى النتح تدخلاً يمكن إهماله (4). وعلى النقيض من ذلك إذا كان وجود هذا العنصر بنسبة تركيز منخفضة فى اللحاء ستزيد بذلك المراكمة الفعالة لهذا

العنصر ويصبح انتقاله الجانبى الى اللحاء قوياً معززاً.

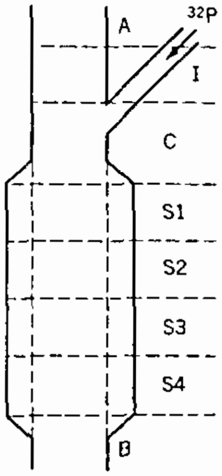
إنتقال الاملاح فى اللحاء Translocation of salts in the phloem : تحدث الحركة الابتدائية للاملاح فى الاتجاه الى أعلى عبر انسجة الخشب ولكن كورتيس Curtis (17) قد استعرض عام 1935 أن الحركة الى أعلى التى تؤديها الأملاح المعدنية ربما تحدث خلال اللحاء أيضا. فلقد بين الباحث أن نمو قمة الساق قد تخلف عند نزع حلقة من القلف من مكان مرتفع نسبيا على الساق ويبدو أن هذا يدعم مفهوم أن انتقال الاملاح الى أعلى يحدث أيضا فى نسيج اللحاء. ورغما عن ذلك، فبسبب موضع الحلقة المرتفع على الساق فى تجربة كيرتيس، علينا أن نفترض أن النفوذ الأساس على نمو طرف الساق كان بسبب إعاقة تحرك الأملاح الى خارج الأوراق السفلى (سنناقش هذا فى الجزء التالى)، وأنها قد انتقلت الى أعلى فى اللحاء، وليس بسبب الاملاح التى امتصها الجذر. ويقوم هذا الافتراض على أساس الملاحظة العامة بأن حولقة الساق بالقرب من مستوى الجذر لا تؤثر فى تغذية النبات بالأملاح.

كما أن حركة الأملاح الى الأسفل من خلال اللحاء قد بينتها الدراسات التى استخدم فيها التعقب الاشعاعى. فلقد بينت دراسة حركة الاملاح الى الخارج من الورقة، أن الأملاح التى دخلت المجرى الوعائى الرئيسى من مصادر الأوراق، تتحرك أساساً فى اتجاه هابط خلال أنسجة اللحاء (8،7). يوضح الشكل (14-17) والجدول (14-2) معطيات عن حركة الاملاح فى نسيج اللحاء. لقد رصدت حركة الأملاح الى أعلى أيضا فى هذه التجربة بما يدعم مالاحظه كرتيس فى السابق. كما يوضح الجدول (14-2) أيضا أن النقل الجانبى بين الأنسجة الوعائية يحدث عندما لا يفصل بين اللحاء والخشب فاصل. ويؤدى هذا الى استنتاج أن كلا النسيجين ربما يلعبان دوراً فى انتقال الاملاح المعدنية الى أعلى عند ابتعادها عن الأوراق.

ويبدو إذن أن هناك حركة باتجاهين تؤديها الأملاح فى نسيج اللحاء. وعلى

وجه العموم يعتقد بأن هذه الحركة هى حركة مزدوجة الاتجاه تقع فى آن واحد عبر العناصر الغربالية نفسهـا sieve elements. ولكـن كرافت (14) قد اقتـرح أن حركة المحاليل (العضوية وغير العضوية) خارج نطاق الورقة، ربما تحدث عبر قناتين مختلفتين للحاء، تتجه أحداهما الى قمة النبات بينما تتجه الآخرى الى قاعدته. ولقد قدمت الشواهد على حدوث هذه الحركة ثنائية الاتجـاه، سواء تلك التى تأكد حدوثها ضمن قناة واحدة، أو تلك التى تقول بتعـدد القنـوات لهذه الحركة. ويستحيل الآن التأكيد والجزم بصحة إحدى النظريتين ودحض الأخرى.

حركة خروج الأملاح من الورقـة Outward movement of salts from leaves : لقـد أظهرت الدراسات التى أجريت على التغذية بالأملاح المعدنية لأوراق النباتات النفضيـة (المتساقطـة: deciduous plants) أنـه قبـل انـفصال الورقـة abscission مباشرة توجد حركة للأغذية المعدنية الـى خارج الورقـة. ومـن بيـن الأمـلاح المعدنيـة التـى تتحـرك الـى خارج الورقـة نذكـر النيتروجيـن، والبوتاسيـــوم، والفوسفـور، والكبـريت، والكلـور، وربمـا الحديـد والمغنيسيـوم فى ظروف خاصة. أما الأملاح المتبقية فتتضمن الكالسيوم، البورون، المنغنيز، والسيليكون



شكل 14-17 : طريقة لتعقب حركة الفوسفور المشع ^{32}P إلى أسفل بعد تقديمه إلى ورقة. لقد فصل القلف الموجود تحت عنق الورقة مباشرة فى نبات القطن، وذلك عن خشب النبات بواسطة ورقة مشمعة، بحيث لايلحق أذى بالقلف أو الخشب. ثم حقن الفوسفور المشع فى نصل الورقة فوق المنطقة المفصولة مباشرة من الساق. وبعد مرور ساعة واحدة جرى تحليل المقاطع المبينة فى الرسم، للكشف عن الفوسفور المشع ^{32}P. يوضح الجدول 14-2 نتائج التحليل.

(4). يقع سحب الأملاح الغذائية من الأوراق وذلك الى نسيج اللحاء فى الأساس، كما سبق وأن أشرنا فى الفترة السابقة (انظر شكل: 14-17 والجدول: 14-2).

لقد كشفت إحد الدراسات التى أجريت على مسار الفوسفور المشع بالنسبة الى الأوراق الواقعة على مستويات متباينة من النبات، كشفت عن أن الفوسفور المتعقب من الأوراق الأقرب الى المجموعة الجذرية سوف يتحرك على الأغلب الى أسفل فى اتجاه الجذر، على حين أن الفوسفور الخارج عن الأوراق الواقعة فى أعلى النبات، فسوف يتجه الى القمة فى الغالب (33،4). ويبدو أيضا أن حركة الأملاح المعدنية الخارجة عن الأوراق الفتية نشطة النمو، غير موجودة تماماً تقريباً، وتتلاشى هذه الخاصية تدريجياً مع زيادة نمو الورقة حتى النضج التام. وفى كثير من الأحيان سوف تسحب الأوراق الفتية الأملاح المعدنية من الأوراق الأقدم والاكثر نضجاً، بما يجعل الأخيرة إحتياطياً للأملاح الضرورية للأوراق الفتية. ويصبح هذا اكثر وضوحاً عند ظهور شح العناصر المعدنية مثل النتروجين والفوسفور، وهما عنصران سريعا الحركة فى النبات. وتظهر أعراض هذا الشح على الأوراق السفلى أول ماتظهر.

جدول 14-2: نتائج التجارب الموضحة فى الشكل (4-17). كمية ^{32}P المشع المتعقب فى كل قسم، مبينة بالملليغرامات.

القسم	النبات المعرى stripped plant		النبات غير المعرى unstripped plant	
	القلف bark	الخشب wood	القلف bark	الخشب wood
A	1.11			
I	0.458	0.100	0.444	
C	0.610			
S1	0.554	0.064	0.160	0.055
S2	0.332	0.004	0.103	0.063
S3	0.592	0.000	0.055	0.018
S4	0.228	0.004	0.026	0.007
B	0.653		0.152	

لقد اقترح ماسون وماسكيل Mason and Maskell (42) فى بحثهما أن الأملاح المعدنية تسحب الى أعلى فى مجرى النتح وتوجه الى الأوراق، ويعاد نقل الكميات الزائدة منها الى الأسفل عبر اللحاء. ويمكن أيضا نقل الأملاح المعدنية جانبياً عبر نسيج الخشب، حيث يمكن بعدها أن تنتقل الى أعلى مرة أخرى. وتتحرك عناصر مثل النتروجين والبوتاسيوم والفوسفور فى هذه الدائرة بسهولة. أما الكالسيوم فيصعد فى الساق، ولكنه لا ينتقل عبر اللحاء.

لقد استعرضت أعمال بيدالف Biddulph (3)، وبيدالف وآخرين (5)، أن الفوسفور سريع التحرك فى النبات، ولذا لم يستبعدوا دخول الفوسفور فى تداول دائم. فربما تؤدى ذرة ما من ذرات الفوسفور مثلا عدة دوائر كاملة فى يوم واحد لنبات ما (4). وربما تكون حركية الفوسفور هذه من السمات المميزة الضرورية لنمو النبات. فالفوسفور هو عنصر مشارك أساسى فى مخططات التحول الغذائى الهامة مثل البناء الضوئى وتخليق النشاء وتفاعلات التسكر glycolysis وتخليق الدهون والبروتينات... الخ. ومن هنا يتضح مدى الاحتياج الى الفوسفور فى مواقع عديدة للنبات حيث تجرى أى عملية من العمليات المذكورة. ويتصور بيدالف Biddulph (4) وجود «إحتياطى Pool» من الفوسفور فى صورة يمكن للنبات الانتفاع بها، لذا يحافظ على هذا العنصر بنسبة تركيز منتظمة فى كل أجزاء النبات.

يتمتع الكبريت بحركية فى النبات أيضا، ولكن بسبب سرعة صعوده فى النبات واستخدامه فى مركبات التحول الغذائى، لا يجرى تداوله بمثل طريقة تداول الفوسفور فى النبات. عند امتصاص جذور النبات للكبريت المشع، مثلما حدث لجذور نبات الفاصوليا beans، سرعان ما ينتقل الى الأعلى عبر نسيج الخشب الى أن يصل الى الأوراق. وخلال 24 ساعة، نجد أن غالبية الكبريت المعلم قد وصل الى الأوراق الأحدث، ونجد أن الأوراق الأقدم والاكثر نضجا قد فقدت غالبية كبريتها وأعطته لشقيقاتها الأصغر والاكثر نشاطا فى نموها (5). وحيث يدخل الكبريت فى تركيب البروتين. وأن تخليق الأخير يحدث فى

الأغلب ضمن الأوراق الفتية، بالمقارنة بشقيقاتها الاكبر سنا، يمكن للمرء افتراض أن حركة الكبريت الى الأوراق الأحدث، وقيامها باختطافه في التحولات الغذائية في موقعها، هو الأكثر إحتمالاً في الوقوع. ولهذا فقد افترض أن الكبريت يقوم بدورة كاملة واحدة قبل أن يحبس بالتحول الغذائي (4). ومن هنا يمكن القول بأن الكبريت، الذى يتمتع بحرية الحركة في النبات، سرعان مايصبح غير متحرك بسبب تفاعلات التحول الغذائي التي تستولى عليه.

يُحمل الكلسيوم المشع الذى سبق إمتصاصه بواسطة جذور الفاصوليا، عبر مجرى النتح، الى مواقع مختلفة في النبات. ورغما عن ذلك فيعتبر الكالسيوم غير متحرك في اللحاء، وسرعان ما يُثَبَّت فور توزعه عبر مجرى النتح (5).

درس كل من ريديسك وبيدالف Rediske and Biddulph (48) حركية الحديد في نبات فاصوليا الكلوية الحمراء red kidney bean، حيث ظهر أنه يعتمد أولا على نسبة تركيز الحديد في أنسجة النبات، وثانيا على مدى اتاحة الفوسفور وعلى مقدار الـ (pH) لوسط التغذية. عندما تكون نسبة تركيز الحديد قليلة في أنسجة النبات، تبلغ حركية الحديد المحقون الى لحاء النبات درجتها القصوى. وتتضاءل هذه الحركية مع تزايد درجة تركيز الحديد في الأنسجة. إن مقدار pH بقيمة 4 في محلول التغذية تتسبب في ايجاد حركية عالية للحديد. وتتضاءل هذه الحركية مع زيادة قيمة الـ pH الى أن تصل الى القيمة 7. يشجع المحتوى الفوسفورى المنخفض في المحلول الغذائي على ارتفاع حركية الحديد. كما يسبب إرتفاع نسبة تركيز الفوسفور في أنسجة النبات الى سلب الحديد حركيته في عروق الورقة.

لقد تعرضنا أثناء مناقشتنا لتداول الأملاح المعدنية في النبات الى ذكر أربعة اتجاهات للحركة: (1) النسغ الصاعد upward، (2) النسغ النازل (الهابط) downward، (3) الحركة الجانبية lateral، (4) حركة الى الخارج outward. تحدث حركة النسغ الصاعد لنقل الأملاح في خلايا الخشب أساساً، على الرغم من أن بعضا من الحركة الصاعدة تحدث أيضا من خلال اللحاء. تحدث الحركة النسغ النازل للعناصر المعدنية من خلال أنسجة اللحاء، حيث تحدث

الحركة للنسغ الصاعد أيضا. ولهذا السبب تدعى عموماً حركة الامـلاح فى أنسجة اللحاء بالحركة ثنائية الاتجاه bidirectional movement. تحدث الحركة الجانبية بين الخشب xylem واللحاء phloem، ويبدو أن هذه الحركة تتم بوساطة من الكمبيوم cambium. أما حركة الأملاح الى خارج الأوراق، فكثيراً ماتحدث على وجه الخصوص قبل سقوط الاوراق prior to abscission. وتحدث هذه الحركة من خلال نسيج اللحاء.

بأخذ المناقشة السابقة فى الاعتبار، ومن إيلاء الاهتمام الى الشواهد القوية التى تدعم الاتجاهات المتباينة لحركة الأملاح فى النبات، تكتسب النظرية القائلة بأن تداول العناصر المعدنية هى ظاهرة عامة فى النباتات، تكتسب صفة الحقيقة المدعمة وثائقيا.

REFERENCES

1. Arnon, D. I., P. R. Stout, and F. Sipos. 1940. Radioactive phosphorus as an indicator of phosphorus absorption of tomato plants at various stages of development. *Am. J. Botan.* 27:791.
2. Bennet-Clark, T. A. 1956. Salt accumulation and mode of action of auxin: a preliminary hypothesis. pp. 284–291. In R. L. Wain and F. Wightman, eds., *Chemistry and mode of action of plant growth substances.* London: Butterworth.
3. Biddulph, O. 1941. Diurnal migration of injected radiophosphorus from bean leaves. *Am. J. Botan.* 28:348.
4. Biddulph, O. 1959. Translocation of inorganic solutes. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology.* New York: Academic Press.
5. Biddulph, O., S. F. Biddulph, R. Cory, and H. Koontz. 1958. Circulation patterns for P^{32}, S^{35}, and Ca^{45} in the bean plant. *Plant Physiol.* 33:293.
6. Biddulph, O., and R. Cory. 1957. An analysis of translocation in the phloem of the bean plant using THO, P^{32} and $C^{14}O_2$. *Plant Physiol.* 32:608.
7. Biddulph, O., and J. Markle. 1944. Translocation of radiophosphorus in the phloem of the cotton plant. *Am. J. Botan.* 31:65.
8. Biddulph, S. F. 1956. Visual indications of S^{35} and P^{32} translocation in the phloem of the cotton plant. *Am. J. Botan.* 43:143.
9. Briggs, G. E., and R. N. Robertson. 1957. Apparent free space. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 8:11.
10. Brouwer, R. 1956. Investigations into the occurrence of active and passive components in the ion uptake by *Vicia faba. Acta Botan. Néerl.* 5:287.

11. Broyer, T. C., and D. R. Hoagland. 1943. Metabolic activities of roots and their bearing on the relation of upward movement of salts and water in plants. *Am. J. Botan. 30*:261.
12. Butler, G. W. 1953. Ion uptake by young wheat plants. II. The "apparent free space" of wheat roots. *Physiol. Plant.* 5:617.
13. Clements, H. F., and C. J. Engard. 1938. Upward movement of inorganic solutes as affected by a girdle. *Plant Physiol.* 13:103.
14. Crafts, A. S. Momevent of assimilates, viruses, growth regulators, and chemical indicators in plants. *Botan. Rev.* 17:203.
15. Crafts, A. S. 1961. *Translocation in plants.* New York: Holt, Rinehart & Winston.
16. Crafts, A. S., and T. C. Broyer. 1938. Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. *Am. J. Botan.* 25:529.
17. Curtis, O. F. 1935. *The translocation of solutes in plants: a critical consideration of evidence bearing upon solute movement.* New York: McGraw-Hill.
18. Epstein, E. 1955. Passive permeation and active transport of ions in plant roots. *Plant Physiol.* 30:529.
19. Epstein, E. 1956. Mineral nutrition of plants: mechanisms of uptake and transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:1.
20. Epstein, E., and C. E. Hagen. 1952. A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. *Plant Physiol.* 27:457.
21. Epstein, E., and J. E. Leggett. 1954. The absorption of alkaline earth cations by barley roots: kinetics and mechanism. *Am. J. Botan.* 41:788.
22. Handley, R., and R. Overstreet. 1955. Respiration and salt absorption by excised barley roots. *Plant Physiol.* 30:418.
23. Hoagland, D. R. 1944. Lectures on the inorganic nutrition of plants. *Chronica Botanica* (Waltham, Mass.)
24. Honert, T. H. van den, J. J. M. Hooymans, and W. S. Volkers. 1955. Experiments on the relation between water absorption and mineral uptake by plant roots. *Acta Botan. Néerl.* 4:139.
25. Hope, A. B. 1953. Salt uptake by root tissue cytoplasm: the relation between uptake and external concentration. *Australian J. Biol. Sci.* 6:396.
26. Hope, A. B., and P. G. Stevens. 1952. Electrical potential differences in bean roots and their relation to salt uptake. *Australian J. Sci. Res.* B-1:335.
27. Hopkins, H. T. 1956. Absorption of ionic species of orthophosphate by barley roots: Effects of 2,4-dinitrophenol and oxygen tension. *Plant Physiol.* 31:155.
28. Hylmö, B. 1953. Transpiration and ion absorption. *Physiol. Plant.* 6:333.
29. Hylmö, B. 1955. Passive components in the ion absorption of the plant. I. The zonal ion and water absorption in Brouwer's experiments. *Physiol. Plant.* 8:433.
30. Jenny, H. 1951. Contact phenomena between absorbents and their significance in plant nutrition. pp. 107–132. In E. Truog, ed., *Mineral nutrition of plants.* Madison, Wisc.: University of Wisconsin Press.
31. Jenny, H., and R. Overstreet. 1939. Cation interchange between plant roots and soil colloids. *Soil Sci.* 47:257.
32. Knauss, H. J., and J. W. Porter. 1954. The absorption of inorganic ions by *Chlorella pyrenoidosa. Plant Physiol.* 29:229.
33. Koontz, H., and O. Biddulph. 1957. Factors regulating absorption and translocation of foliar applied phosphorus. *Plant Physiol.* 32:463.
34. Kramer, P. J. 1956. Relative amounts of mineral absorption through various regions of roots. *U.S. Atomic Energy Commission Report TID-7512* 287–295.
35. Kylin, A., and B. Hylmö. 1957. Uptake and transport of sulfate in wheat.

Active and passive components. *Physiol. Plant.* 10:467.
36. Leggett, J. E., and E. Epstein. 1956. Kinetics of sulfate absorption by barley roots. *Plant Physiol.* 31:222.
37. Levitt, J. 1957. The significance of "Apparent Free Space" (AFS) in ion absorption. *Physiol. Plant.* 10:882.
38. Lopushinsky, W. 1964. Effect of water movement on ion movement into the xylem of tomato roots. *Plant Physiol.* 39:494.
39. Lundegårdh, H. 1950. The translocation of salts and water through wheat roots. *Physiol. Plant.* 3:103.
40. Lundegårdh, H. 1954. Anion respiration. The experimental basis of a theory of absorption, transport and exudation of electrolytes by living cells and tissues. *Symp. Soc. Exptl. Biol.* 8:262.
41. Lundegårdh, H., and H. Burström. 1933. Untersuchungen über die Salzaufnahme der Pflanzen. III. Quantitative Beziehungen zwischen Atmung und Anionenaufnahme. *Biochem. Z.* 261:235.
42. Mason, T. G., and E. J. Maskell. 1931. Preliminary observations on the transport of phosphorus, potassium, and calcium. *Ann. Botany* 45:126.
43. Mason, T. G., E. J. Maskell, and E. Phillis. 1936. Concerning the independence of solute movement in the phloem. *Ann. Botany* 50:23.
44. Olsen, C. 1942. Water culture experiments with higher green plants in nutrient solutions having different concentrations of calcium. *C. r. Trav. Labor. Carlsberg, Sér. chim.* 24:69.
45. Overstreet, R., L. Jacobson, and R. Handley. 1952. The effect of calcium on the absorption of potassium by barley roots. *Plant Physiol.* 27:583.
46. Pfeffer, W. 1900. The mechanism of absorption and translocation. pp. 86–175 (Chapter 4). In *The physiology of plants,* Vol. I. Translated and edited by A. J. Ewart. London: Oxford University Press.
47. Phillis, E., and T. G. Mason. 1940. The effect of ringing on the upward movement of solutes from the roots. *Ann. Botany* 4:635.
48. Rediske, J. H., and O. Biddulph. 1953. The absorption and translocation of iron. *Plant Physiol.* 28:576.
49. Rees, W. J. 1949. The salt relations of plant tissues. IV. Some observations on the effect of the preparation of storage tissue on its subsequent absorption of manganese chloride. *Ann. Botany* 13:29.
50. Robertson, R. N. 1958. The uptake of minerals. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 4:243 Berlin: Springer.
51. Robertson, R. N., M. J. Wilkins, and D. C. Weeks. 1951. Studies in the metabolism of plant cells. IX. The effects of 2,4-dinitrophenol on salt accumulation and salt respiration. *Australian J. Sci. Res.* B4:248.
52. Russell, R. S., and D. A. Barber. 1960. The relationship between salt uptake and the absorption of water by intact plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:127.
53. Steward, F. C. 1935. Mineral nutrition of plants. *Ann. Rev. Biochem.* 4:519.
54. Steward, F. C., and J. F. Sutcliffe. 1959. Plants in relation to inorganic salts. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology*. New York: Academic Press.
55. Stout, P. R., and D. R. Hoagland. 1939. Upward and lateral movement of salt in certain plants as indicated by radioactive isotopes of potassium, sodium and phosphorus absorbed by roots. *Am. J. Botan.* 26:320.
56. Sutcliffe, J. F. 1962. *Mineral salts absorption in plants.* New York: Pergamon Press.
57. Viets, F. G. 1944. Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation by excised barley roots. *Plant Physiol.* 19:466.

الفصل الخامس عشر

وظائف العناصر المعدنية الأساسية وأعراض شحها (نقصها)

Functions of the essential miniral elements and symptoms of miniral deficiency

مــقــدمــة Introduction

لقد ناقشنا فى الفصلين السابقين تواجد ومدى اتاحة وامتصاص وتوزيع العناصر المعدنية الأساسية. ولقد تجنبنا عن عمد أى ذكر للأدوار المختلفة التى تلعبها هذه العناصر المعدنية فى نمو النبات وتطوره، ولم نذكر أيضا الأعراض التى تطرأ على النبات نتيجة لشح وجود هذه العناصر فى الوسط الغذائى للنبات. وفى رأينا أنه من الأفضل مناقشة هذين المجالين من إمداد النبات بالأغذية المعدنية، سوية حيث أن أعراض الشح تقع نتيجة تثبيط بعض الوظائف الأساسية فى النبات بسبب نقص بعض العناصر الضرورية لهذه الوظائف.

النتروجين Nitrogen

وظيفة النتروجين Function of nitrogen

ربما يكمن أهم دور يقوم به النتروجين فى النبات، فى وجوده فى تركيب جزىء البروتين. وعلاوة على ذلك يوجد النتروجين فى جزيئات هامة مثل البيورينات purines، والبايريميدينات pyrimidines والبورفيرينات porphyrines والانزيمات المساعدة coenzymes توجد كل من البيورينات والبايريميدينات فى الأحماض النووية nucleic acids والـ (RNA) والـ (DNA)، وكلها من المركبات الضرورية لتخليق البروتين. ويوجد تركيب البوريفيرين فى مركبات هامة بالنسبة للتحولات الغذائية، مثل أنواع الكلوروفيل وانزيمات السيتوكروم cytochrome enzymes الهامة للغاية فى البناء الضوئى والتنفس photosynthesis and respiration. وتتجلى أهمية الانزيمات المساعدة فى قيام العديد

من الانزيمات بوظائفها. هناك مركبات أخرى فى النبات تحتوى على النتروجين (مثل بعض الفيتامينات)، ولكن بسبب تمتع الجزيئات المذكورة أعلاه بأهمية قصوى فى حياة النبات وإزدهاره العام، سوف نوليها إهتماماً خاصاً.

أعراض شح (نقص) النتروجين Nitrogen deficiency symptoms

يعتبر إصفرار الأوراق (chlorosis) من أسهل أعراض شح النتروجين على الملاحظة. ويحدث هذا الاصفرار نتيجة لانخفاض المحتوى الكلوروفيللي للأوراق. وتلاحظ هذه الأعراض أول ماتلاحظ على الأوراق الاكثر نضجاً، بينما يتأخر كثيراً إصفرار أوراق القمة – وهى اكثر الأوراق نشاطاً فى النمو. ويرجع سبب تأخر إصفرار الأوراق الفتية الى شدة حركية النتروجين فى النبات. ولذلك تحتجز الأوراق الفتية كل مايصلها من نتروجين، وتتحصل على نتروجين إضافى منتقل اليها من الأوراق الأقدم. وفى ظل الظروف القاسية من شح النتروجين، سوف تصفر وتجف تماما أدنى أوراق النبات من أنواع مثل التبغ tobacco أو الفاصوليا bean، بل وتسقط فى الكثير من الأحيان، بينما نجد أوراق قمة النبات فى هذه الظروف غير جافة ولا صفراء بل تتخذ عموما اللون الأخضر الباهت.

من بين الخصائص التى تستوجب الاهتمام فى حالة شح النتروجين، أن العديد من النباتات عندما تفتقر الى النتروجين تنتج صبغات ولكن ليست كلوروفيلية. فمثلا تتخذ أعناق أوراق نبات الطماطم tomato وعروقها اللون القرمزى ويحدث هذا نتيجة لتكون الأنثوسيانين anthocyanin. كما يمكن وأن يظهر تجاوب مماثل فى سيقان العديد من النباتات نتيجة لشح النتروجين.

إذا ما وقع تزويد النبات بنسب تراكيز عالية من النتروجين، يميل هذا النبات الى تكوين عدد اكبر من الخلايا، وتزيد فيه الخلية الواحدة حجماً، ويصحب ذلك كله زيادة عامة فى انتاجه للأوراق (51، 57). يمكن للمرء أن يفترض بناء على الملاحظات السابقة، وكذلك من حقيقة أن النتروجين هو مكون أساسى من مكونات البروتين، أن النسب المنخفضة لاتاحة النتروجين للنبات سوف تسبب كبح تخليق البروتين، الذى يسبب تبعا لذلك تقلصاً فى حجم الخلايا، وتثبيطاً لانقسامها بنوع خاص. لقد لاحظ لاتمان Lutman(46) تقلصاً فى حجم خلية بشرة الورقة leaf epidermal cell نتيجة لشح النتروجين وذلك بالنسبة لنباتات الدخن millet، والحنطة السوداء buckwheat .

الفوسفور Phosphorus

وظائف الفوسفور Function of phosphorus

يوجد الفوسفور فى النبات كأحد مكونات الأحماض النووية nucleic acids، والدهنيات الفوسفورية phospholipids، والانزيمات المساعدة - NAD coenzymes و NADP، والاكثر أهمية أنه أحد مكونات الـ ATP. كما يوجد الفوسفور أيضا فى مركبات أخرى فى النبات ولكننا ذكرنا الاكثر أهمية من بينها. يوجد الفوسفور بتراكيز عالية فى المناطق المرستيمية للنباتات فى طور نشاط نموها، حيث يدخل فى تخليق البروتينات النووية nucleoprotiens. فعلى سبيل المثال لا يعثر على الفوسفور فى شق الحامض النووى لجزىء البروتين النووى فحسب، بل نجده أيضا داخلاً من خلال الـ ATP فى تنشيط الأحماض الأمينية لتخليق الشق البروتينى لهذا المركب. ويعتقد بأن الدهنيات الفوسفورية phospholipids جنباً الى جنب مع البروتين ربما تكون من المكونات الهامة لأغشية الخلية cell membranes كما وأن الانزيمان المساعدين NAD و NADP يكتسبان أهمية فى تفاعلات الاكسدة والاختزال حيث يتم إنتقال الهيدروجين hydrogen transfer وتعتمد على هذين الانزيمين المساعدين عمليات على غاية من الأهمية فى النبات مثل البناء الضوئى photosynthesis، تفاعلات التسكر glycolysis، التنفس respiration، وتخليق الأحماض الدهنية fatly acid synthesis وغير ذلك الكثير. لقد عالجنا فى موقع آخر من هذا الكتاب خصائص الـ ATP بوصفه مركب مسئول عن نقل الطاقة. ومجمل القول، أن أهمية الفوسفور وضرورته للنبات ليست محلاً لنقاش.

أعراض شح الفوسفور Phosphorous deficiency symptoms

إن الكثير من أعراض نقص الفوسفور تلتبس مع أعراض شح النتروجين، على الرغم من أن هذه الأعراض لا تظهر بنفس جلاء أعراض نقص النتروجين. يسبب نقص الفوسفور فى النبات مثله فى ذلك مثل النتروجين سقوط الأوراق

الناضجة، وكذلك التلون بصبغة الأنثوسيانين القرمزية أو الحمراء. ويختلف نقص الفوسفور فى النبات عن النتروجين فى تكوين النبات لبقع ميتة nectrotic areas على أوراقه، وأعناقها، وربما الثمار أيضا. وربما تكتسب الأعضاء هذه مظهراً عاما من تخلف النمو، وربما تتميز الأوراق بلون أخضر مزرق داكن. ونتيجة لارتفاع حركية الفوسفور فى النبات، وبسبب مقدرة الأوراق الأحدث على الاستحواذ على العناصر الأساسية المتحركة والضرورية لها فى ظل ظروف شح العناصر أو بعضها، لكل ذلك تكون الأوراق الأقدم أول من يظهر عليه أعراض الشح. يحدث أحيانا الخلط بين أعراض نقص الفوسفور ونقص الزنك (لتشابهها). فعلى سبيل المثال ربما يتسبب شح أى من العنصرين المذكورين تشوه شكل أوراق بعض النباتات (31).

خلص كل من ليون Lyon وجارسيا Garcia (47، 48) من أبحاثهما على نبات الطماطم الذى يعانى من نقص الفوسفور، الى ملاحظات تسترعى الاهتمام. فعلى وجه العموم فقد وجدا فى النباتات المذكورة كمية كبيرة من اللب pith وكمية ضئيلة من النسيج الوعائى vascular tissue. لقد تحللت خلايا اللب المركزية، وما تبقى منها صار كبير الحجم وغضاً مليئاً بالعصارات رقيق الجدران، وكبرت المسافات البينية بين الخلايا بشكل غير عادى. كما وكانت عناصر اللحاء الخشب رقيقة الجدران، وكان تطور الأنسجة الوعائية هذه بحده الأدنى.

لقد نشر ايتون Eaton (13، 14، 16) عدة بحوث تناولت شح الفوسفور في نباتات عباد الشمس sun flower، فول الصويا soybean، والخردل الأسود black mustard، أبرزت كلها أن نقص عنصر الفوسفور فى هذه النباتات يسبب تراكم الكربوهيدرات.

الكالسيوم Calcium

وظائف الكالسيوم Function of calcium

من أشهر وظائف الكالسيوم فى حياة النبات هو دوره كمكون لجدران

الخلية فى صورة بيكتات الكالسيوم calcium pectate. تتكون الصفائح الوسطية middle lamella لجدران خلايا النبات، من بيكتات الكالسيوم والمغنسيوم فى الأساس. فلو سحب الكالسيوم جزئيا من الصفائح الوسطية بواسطة حامض الـ ethylenediamine tetraacitic acid (EDTA) وهو عامل مساعد، لتنشيط نمو الغمد الورقى للشوفان arena coleoptile (4). ولقد افترض أن هذا التنشيط جاء نتيجة لزيادة اللدونة phasticity بسبب إختفاء كالسيوم آصرة البيكتات pectate- bond calcium. كما ويمكن أن يكمن السبب أيضا فى زيادة نفاذية الخلايا نتيجة لاختفاء الكالسيوم.

يعتقد بأهمية الكالسيوم لتكوين أغشية الخلايا والتراكيب شبه الدهنية. فعلى سبيل المثال ربما يدخل الملح الكلسى لمركب الليسيثين lecithin – وهو من المركبات الدهنية، فى تكوين أغشية الخلايا أو تنظيمها (31). كما لوحظ أيضا أن الكميات الصغيرة من الكالسيوم، ضرورية للانقسام الفتيلى mitosis الطبيعى. ولقد إقترح هيويت .Hewitt (31) فى هذا الشأن أن يكون الكالسيوم داخلاً ضمن تنظيم الكروماتين chromatin أو المغزل الفتيلى mitotic spindle. وربما يحدث إنقسام فتيلى غير طبيعى بسبب تأثير نقص الكالسيوم على التركيب الكروموسومى chromosome structure واستقراره. ومما يعضد هذا الاقتراح وجود الارتباط الشديد بين نقص الكالسيوم وظهور تشوهات كروموسومية chromosome abnormalities (18، 34، 68، 69) وكذلك أيضا وجود الاقتراح القائل بأن جسيمات البروتينات النووية تتماسك فيما بينها بواسطة أيونات موجبة ثنائية التكافؤ (49). لقد درس إحتمال قيام الكالسيوم بدور تنشيط أنزيم الفوسفوليبيز enzyme phospholipase فى أوراق الكرنب cabbage (8). وعلاوة على الانزيم المذكور أعلاه، فإن الكالسيوم يمكن أن يكون منشطاً لانزيمات الأرجينين كينيز arginine Kinase، والأدينوزين ثلاثى الفوسفات adenosine triphosphatase، الأدينيل كينيز adenyl kinase، وأبيريز البطاطس potato (50) apyrase.

لقد وجد الباحث فلوريل Florell (20، 21) أن عدد الميتكوندريا فى جذور

القمح ينخفض في ظل شح الكالسيوم. يسبب نقص الكالسيوم في نبات القطن إرتفاع مستوى المحتوى الكربوهيدراتي في الأوراق وانخفاضه في الساق والجذور. ويفسر جوهام Joham (38) ذلك بوصفه انخفاض توزيع الكربوهيدرات نتيجة لشح الكالسيوم، وهو تأثير مماثل لما وجد في النباتات التي تفتقر إلى البورون.

شح الكالسيوم Calcium deficiency

تعتبر أعراض ظهور شح الكالسيوم من الشواهد الظاهرة والمحددة تماما. فالمناطق المرستيمية meristematic regions الموجودة عند الساق والورقة واطراف الجذر تتأثر كثيراً، وكثيراً ما تموت نتيجة لقلة هذا العنصر، وبذا يتوقف نمو هذه الاعضاء. وربما تصبح الجذور قصيرة مبتورة وضاربة الى اللون البني مثلما يظهر ذلك في نبات الطماطم الذي يفتقر الى الكالسيوم (39). وعلى وجه العموم يظهر مايسمى بالشحوب الكلوروفيلي chlorosis في الأوراق الأحدث، وسرعان ماتموت المناطق المصابة. إن التشوهات الناتجة في الأوراق الفتية هي إيضا من الصفات المميزة للنباتات التي تفتقر لعنصر الكالسيوم. ويعتبر من أسهل الأعراض تتبعاً هو التفاف طرف الورقة في صورة مخطاف hooking. وعلى العموم تظهر أعراض شح الكالسيوم أول ماتظهر في الأوراق الأحداث وفي القمم النامية، ربما كنتيجة حتمية لتوقف حركة الكالسيوم في النبات.

من المحتمل أن تصبح جدران الخلية متصلبة أو حتى هشة brittle إذا كان الكالسيوم شحيحاً في النبات (9،39). أظهرت الدراسة التي اجراها ديفيز (9) Davis على نقص الكالسيوم في نبات الصنوبر pinus taeda أن تضخم الخلايا، وتكون الفجوات vacuolation وتمايزها differentiation تحدث كلها أقرب الى القمة النامية shoot apex في النباتات التي تعاني من نقص الكالسيوم إذا ماقورنت بالنباتات السليمة. وهذه الملاحظة شوهدت أيضا مؤخراً في دراسة أطراف جذور نبات الطماطم، التي أجراها الباحث كالرا Kalra (39). كما لاحظ أيضا الباحث لاتمان Lutman (46) زيادة حجم الفجوة في الخلايا، والتي تحدث

أقرب الى طرف الجذر فى نباتات الحنطة السوداء buck weat التى كانت تعانى من نقص الكالسيوم.

المغنيسيوم Magnesium

وظائف المغنيسيوم Funct on of magnesium

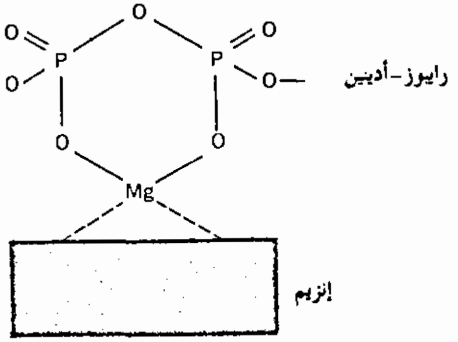
يمكن العثور فى البناء الضوئى photosynthesis والتحول الغذائى للكربوهيدرات carbohydrate metabolism على دورين هامين للغاية يقوم بهما المغنيسيوم فى النبات. فالمغنيسيوم يدخل فى تركيب جزىء الكلوروفيل، الذى بدونه ماكان لعملية البناء الضوئى أن تتم. يحتاج الكثير من الانزيمات الداخلة فى التحول الغذائى للكربوهيدرات، المغنيسيوم كمنشط. كما يدخل الـ ATP بصفة عامة فى هذه التفاعلات (جدول: 15-1). كما ويعتبر المغنيسيوم منشطاً

جدول 15-1 : بعض الأنزيمات الداخلة فى التحولات الكربوهيدراتية الغذائية carbohydrate metabolism، التى تتطلب المغنيسيوم Mg^{+2} كمنشط activator

اسم الأنزيم		التفاعل
جلوكوكينيز	glucokinase	جلوكوز + ATP ← جلوكوز 6—P
فروكتوكينيز	fructokinase	فركتوز + ATP ← فركتوز 1—P
جلاكتوكينيز	glactokinase	جلاكتوز + ATP ← جلاكتوز 1—P
هيكسوكينيز	hexokinase	هيكتوز + ATP ← هيكتوز 6—P
تريوسيكينيز	triosekinase	جليسيرالديهايد + ATP ← فوسفوجليسيرالديهايد
جلاكونولاكتونيز	gluconolactonase	6- فوسفوجلوكونولاكتون ← 6- فوسفوجلوكونات
سادس فوسفوجلوكونيك ديهيدروجينيز	6-phosphogluconic dehydrogenase	6- فوسفوجلوكونات ← رايبولوز-5-P
فوسفوبينتوكينيز	phosphopentokinase	رايبولوز -5-P + ATP ← رايبولوز-1,5-dip
اينوليز	enolase	2- فوسفوجليسيرات + ATP ← فوسفوينولبيروفات
بيروفيك كينيز	pyruvic kinase	فوسفوينولبيروفات + ADP ← بيروفات
كربوكسيليز	carboxylase	بيروفات ← اسيتالديهايد
فوسفوجليسيريك كينيز	phosphoglyceric kinase	1,3 دايفوسفوجليسيرات + ADP ← 3- فوسفوجليسيرات

أيضا لتلك الانزيمات الداخلة فى تخليق الأحماض النووية (DNA و RNA) وذلك من نيكليوتيد متعدد الفوسفات nucleotide polyphosphates. إن كلا من التفاعلين المذكورين أعلاه والتفاعلات التى تحتاج المغنيسيوم فى التحول الغذائى للكربوهيدرات تتطلب جميعها نقل الفوسفات phosphate transfer. لقد اقترح أحتمال اشتراك المغنيسيوم فى هذا النمط من انماط النقل الجماعى بوصفه حامل بينى intermediate carrier (55). ولقد اكد كالفين Calvin (6) فى هذا الخصوص على أن الانزيمات المساعدة مثل الـ ATP والـ ADP، قد تصبح متصلة بسطح الانزيم بواسطة مجمع chelate يدخل فيه مغنسيوم الانزيم enzyme magnisium ومجموعة البيروفوسفات pyrophosphate group (شكل 1-15). وفى الكثير من الأحيان، يمكن للمنغنيز manganese أن يعوض المغنيسيوم تعويضاً جزئياً بقيامه بدور المنشط فى منظومات الانزيمات المذكورة أعلاه.

لقد كشف تسو Tso وآخرون (70) عن وظيفة أخرى للمغنيسيوم يمكن أن يقوم بها. إن الدقائق الميكروسومية microsomal particles الحاوية على الـ RNA، والبروتين، والمغنيسيوم قد عزلها الباحثون من الجينات المتشابهة (homogenates) لبادرات البازلاء pea seadlings. لقد سببت معالجة هذه بواسطة الـ EDTA الى تفككها الى وحدات أصغر subunits. ولقد اقترح أن يكون المغنيسيوم قادراً على ربط هذه الوحدات الأصغر بعضها ببعض، وأن التفكك الذى سببه EDTA ربما يكون سببه إزالة أيون المغنيسيوم من الدقائق الميكروسومية بواسطة العامل المذكور اعلاه. وإذا كان التفسير السابق



شكل 1-15 : مجمع chelate الذى تدخل فيه مجموعة الفوسفات من الـADP (أو ATP)، والمغنيسيوم وأحد الأنزيمات.

صحيحاً، يتضح أن المغنيسيوم يختص بدورين فى تخليق البروتين: (1) دور المنشط لبعض المنظومات الانزيمية الداخلة فى تخليق الأحماض النووية، (2) دور العنصر المساعد على الربط فى الدقائق الميكروسومية حيث يتم تخليق البروتين.

أعراض شح المغنيسيوم Magnesium deficiency symptoms

حيث أن المغنيسيوم هو أحد مكونات جزىء الكلوروفيل، يكون المظهر السائد من أعراض نقص المغنيسيوم فى النباتات الخضراء هو الاصفرار والشحوب اللونى الشديد والظاهر بين تعرقات الأوراق interveinal chlorosis ويظهر الاصفرار أول مايظهر بوضوح فى الأوراق القريبة من قاعدة النبات، وكلما زاد الشح حدة، يصيب الاصفرار الأوراق الاحدث أيضا. وترتيب ظهور أعراض شح المغنيسيوم – من القاعدة الى القمة – يشير الى أن المغنيسيوم، مثله فى ذلك مثل النتروجين والفوسفور، من العناصر عالية الحركية فى النبات. كثيراً ما يعقب إصفرار الأوراق هذا ظهور صبغات الأنثوسيانين anthocyanin pigments عليها. وفي مرحلة أكثر حدّة من شح المغنيسيوم، أي المرحلة التي تعقب اصفرار الأوراق وشحوبها، وظهور الصبغات عليها، ربما تظهر بقع ميتة necrotic spotting عليها.

إن الدراسة التشريحية التى قام بها الباحثان ليون وغارسيا Lyon and Garcia (47، 48) على نبات الطماطم التى زودت بكميات زائدة أو بالنزر اليسير من المغنيسيوم، قد انتجت ملاحظات شيقة. لقد سببت الكميات الزائدة من المغنيسيوم، الى حد كبير، إحباطاً فى تطور اللحاء الداخلى internal phloem، وزيادة فى حجم الخلايا البرنتشيمية parenchymatous cells الملاصقة للبشرة الداخلية endodermis. وفى ظل ظروف انخفاض وجود المغنيسيوم، لوحظت زيادة فى عدد خلايا الكلورينتشيما chlorenchyma، وكانت الخلايا أصغر حجماً ولكن اكثر عدداً، وكذلك وجود اعداد كبيرة من البلاستيدات الخضراء chloroplasts فيها. كما لوحظ أيضا صغر حجم خلايا اللب pith cells فى ظل ظروف شح المغنيسيوم.

البوتاسيوم Potassium

وظائف البوتاسيوم Function of potassium

رغماً عن أن شح البوتاسيوم ربما يؤثر فى عمليات متباينة مثل التنفس respiration، والبناء الضوئى photosynthesis، وتكون الكلوروفيل، والمحتوى المائى للأوراق، إلاّ أن الدور الخاص الذى يتفرد به البوتاسيوم فى النباتات لايزال غير معروف. تتواجد التراكيز الأعلى للبوتاسيوم فى المناطق المرستيمية meristematic regions للنبات (55)، وهى مشاهدة تبدو متماشية مع ما وجده الباحثين ويبستر Webster (73،74)، و وبستر وفارنر Webster and Varner (75)، ومفادة أن البوتاسيوم عنصر هام بوصفه عاملاً منشطاً للانزيمات الداخلة فى تخليق أواصر ببتيدية peptide bonds معينة. إن مراكمة الكربوهيدرات، التى كثيراً ما تلاحظ أثناء المراحل المبكرة من شح البوتاسيوم، ربما تكون نتيجة تخليق البروتين غير المتزاوج impaired protein synthesis (16). ويعنى هذا أن الهياكل التى يمكن فى العادة أن تدخل فى تخليق البروتين تتراكم فى صورة كربوهيداتية. وعلاوة على دور البوتاسيوم كمنشط فى التحول الغذائى للبروتين protein metabotism، يمكنه أن يقوم بدور المنشط لبعض الانزيمات الداخلة فى التحول الغذائى للكربوهيدرات.

إن السيادة القمية apical dominance فى بعض النباتات تبدو مفقودة أو ضعيفة فى ظل ظروف شح البوتاسيوم (31). وربما يكون السبب فى هذا هو الضرر الواقع على البرعم القمى apical bud نتيجة لشح البوتاسيوم.

أعراض شح البوتاسيوم Potassium deficiency symptoms

يسهل التعرف على الأعراض الخارجية لنقص البوتاسيوم، وذلك من أوراق النبات. إذ يحدث أولاً إصفرار وشحوب كبقع على الأوراق mottled chlorosis، سرعان ما يعقبه ظهور مناطق ميتة necrotic areas سواء عند طرف الورقة وحافتها tip and margin. وبسبب حركية البوتاسيوم تظهر هذه الأعراض عموماً أول ما

تظهر على الأوراق الاكثر نضجاً. وعلاوة على ذلك، ففى الكثير من الأحوال، يظهر اتجاه من طرف الورقة الى الانحناء الى أسفل، وكذلك، كما هو الحال فى الفاصوليا الفرنسية french bean، والبطاطس potato، ربما تلتف مناطق الحواف الى الداخل باتجاه السطح الأعلى (31). وفى الغالب يصاب النبات الذى يفتقر الى البوتاسيوم بتوقف نموه مصحوباً بقصر سلامياته internodes.

يسبب إفتقار نبات الطماطم الى البوتاسيوم، تحلل خلايا اللب pith cells، ينتج عنه زيادة فى تمايز برنشيما اللحاء الثانوى secodary phloem parenchyma الى الأنابيب الغربالية sieve tubes والخلايا المرافقة companion cells (47، 48).

الكبريت Sulfur

وظائف الكبريت Function of sulfur

يتباين المحتوى الكبريتى فى النباتات تباينا كبيراً، وربما يصل الى نسب تراكيز عالية، مثلما لاحظ ذلك الباحث جيلبرت Gilbert (25) فى نباتات الـ brassicaceus plants (وهى نباتات من فصيلة الكرنب Cabbage من عائلة الخردل mustard). ووظيفته الاكثر وضوحاً تكمن فى مشاركته فى تركيب البروتين فى صورة أحماض أمينية حاملة للكبريت sulfur-bearing amino acids، هى السيستين والسيستيين والميثيونين cystine, cysteine and methionine. ويمتص الكبريت بواسطة النبات فى صورة أيون الكبريتات (SO_4^{2-})، ومن ثم يختزل عبر خطوة تنشيطية يدخل فيها مركب الـــ 3- phosphoadenosine- 5- (PAPS) phosphosulfate، و الـ ATP. لقد كان أول الباحثين الذين وصفوا مركب (PAPS) هما روبينس Robbins وليبمان Lipmann (62، 63)، ويتكون فى خطوتين مميزتين – هما تنشيط الكبريتات من قبل الـ ATP وانزيم السولفاريليز enzyme sulfurylase فى سبيل تكوين أدينوزين –`5 – فوسفوسولفات - adenosine (APS) 5- phosphosulfate، يعقبه تحويل الـ APS الى الـ PAPS بواسطة انزيم من الـ kinase خاص (3، 62، 63):

$$SO_4^{2-} + ATP \xrightarrow[Mg^{+2}?]{\text{sulfurylase أنزيم}} APS + P - P$$

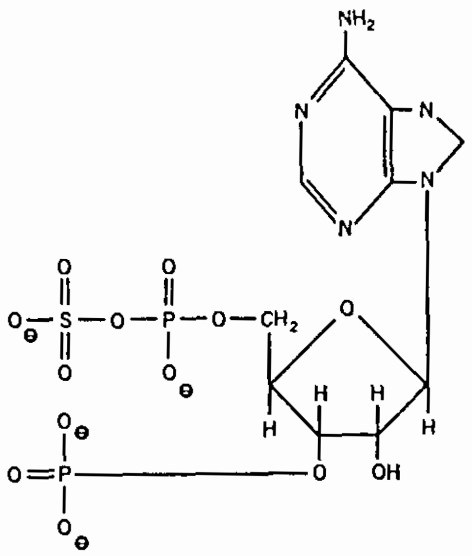
$$APS + ATP \xrightarrow[Mg^{+2}?]{\text{kinase أنزيم}} PAPS + ADP$$

ومن ثم تختزل الكبريتات السابق تنشيطها وتكون بالمشاركة كل من السيستين والسيستيين والميثيونين cystine, cysteine, methionine وأخيراً تكون التركيب البروتينى protein structure.

عندما نتعرض للحديث عن وظائف الكبريت فى حياة النبات، لا يجوز لنا إغفال ذكر الفيتامينات الحاملة للكبريت sulfer - bearing vitamins، وهى البيوتين والثيامين والانزيم المساعد biotin, thiamine and coenzyme (A). ومن هنا نجد أن من وظائف الكبريت التدخل فى نشاطات التحولات الغذائية المتعلقة بهذه الفيتامينات. ويمكن العثور على وظيفة أخرى من وظائف الكبريت فى مجاميع السولفاهيدريل sulfhydryl groups التى تتواجد فى الكثير من الانزيمات، والتى تكون ضرورية فى الكثير من الحالات للنشاط الانزيمى. كما أن الكبريت يربط أيضا البتيد الاضافى فى جزىء البروتين، protein molecule supplement peptide كما يدخل فى الربط الهيدروجينى hydrogen bonding الذى يسبب استقرار التركيب البروتينى stabilizing protein structure.

أعراض شح الكبريت Sulfur deficiency symptoms

تتشابه الأعراض المنظورة لشح الكبريت الى حد ما مع أعراض شح النتروجين. فكما يحدث فى النباتات التى تفتقر الى عنصر النتروجين، يحدث إصفرار وشحوب عام فى النباتات التى تفتقر الى الكبريت، يعقبه إنتاج صبغات الانثوسيانين anthocyanin pigments فى بعض الأنواع (15). وعلى خلاف ما يحدث فى النباتات التى تفتقر الى النتروجين، فإن النباتات التى تفتقر الى عنصر الكبريت تظهر علائم الاصفرار والشحوب فى أوراقها الأحدث أول ما تظهر. وفى ظل الظروف القاسية، ربما تعانى كل الأوراق حديثها وقديمها بعض الفقد

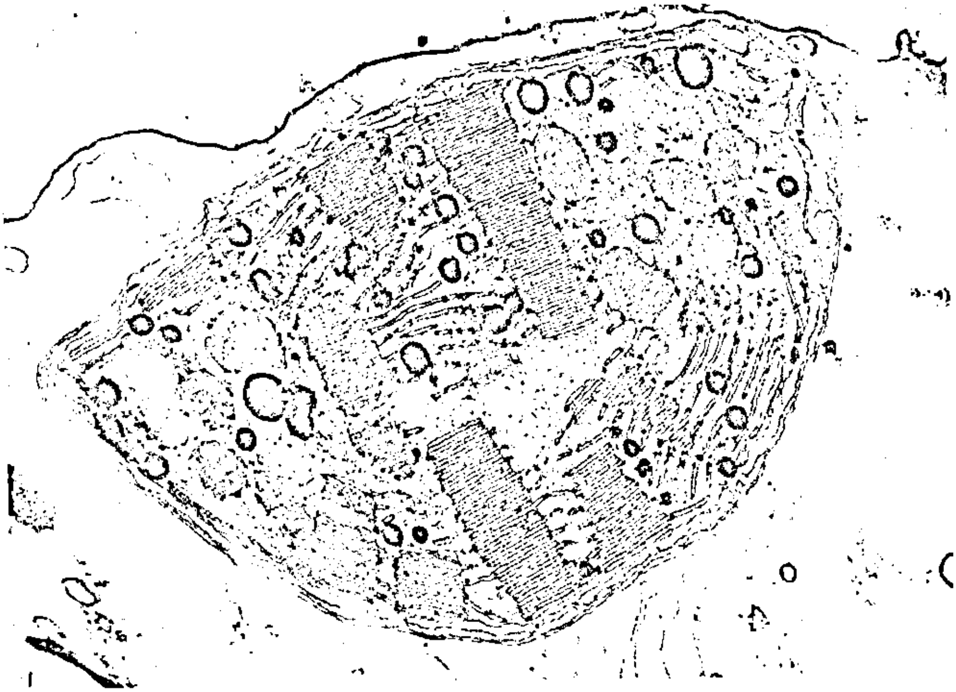


3'-فوسفوأدينوزين -5'-فوسفوسولفات (PAPS)

للونها الأخضر (25).

لقد درس هول وآخرون .Hall et al (29) التركيب الفوقى (التفصيلى جداً) للنسيج الوسطى للبلاستيدات الخضراء ultrastructure of mysophyll chloroplasts فى نباتات الذرة corn التى تعانى من شح الكبريت. ولقد وجدوا أن شح الكبريت قد خلف وراءه نقصا ملموساً فى صفائح الستروما stroma lamellae وزيادة ملحوظة فى تدقق (صغر) الجرانا grana staking (شكل: 15-2). ان زيادة تدقق الغرانا قد وجد أيضا فى نباتات الذرة التى تعانى من نقص النتروجين.

لقد كشفت سلسلة الأبحاث التى أجراها إيتون Eaton على نباتات الطماطم tomato، وعباد الشمس sun flower والخردل الأسود black mustard وفول الصويا soybean، التى عانت كلها من نقص الكبريت، أن النشاء والسكروز والنتروجين القابل للذوبان قد روكمت فى ظل ظروف الشح، ولكن إختزال السكريات كان أدنى من معدله الطبيعى (10،11،12،15). ولقد اقترح أن زيادة النتروجين القابل للذوبان نتجت عن تثبيط تخليق البروتين وزيادة النشاط البروتيوليتى proteolytic activity.



شكل 2-15 : صورة بالمجهر الالكترونى لبلاستيدة خضراء من نبات الذرة الذى افتقر لعنصر الكبريت. لاحظ الزيادة الملحوظة فى تدفق الغرانا، والنقص الملموس فى صفائح الستروما.

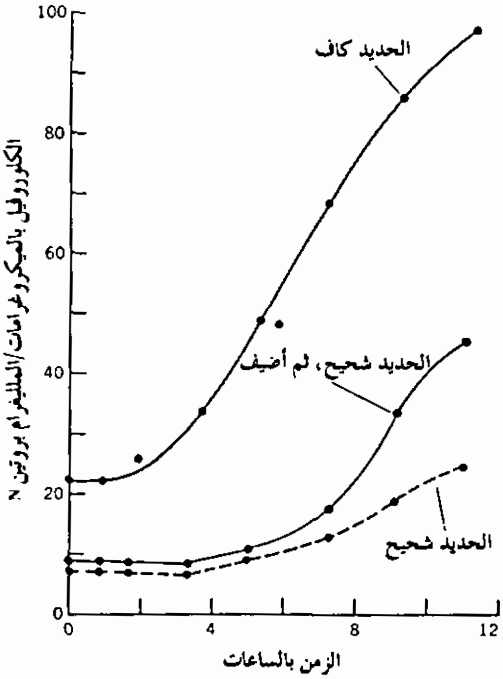
الحديد Iron

وظائف الحديد Function of iron

يتمتع الحديد بالعديد من الوظائف الحيوية فى التحولات الغذائية metabolism العامة التى تجرى فى النبات. وعلى الرغم من أن الحديد يمتصه النبات فى حالة الحديديك ferric state- (Fe^{3+})، يتفق الباحثون عموماً على أن حالة الحديدوز ferrous state (Fe^{2+}) هى الحالة التى ينشط فيها الحديد فى التحولات الغذائية فى النبات. وعلى الرغم من أن الحديد يبدو ضرورياً للغاية من أجل تخليق الكلوروفيل، ألاّ أن دوره الكيميائى سواء فى تخليق الكلوروفيل أم فى تفسخه وانحلاله degradation لايزال غير راسخ حتى الآن (55). يعتنق العديد من المؤلفين رأياً يفيد بأن للحديد دور فى تخليق بروتين البلاستيدات الخضراء

chloroplastic protein وربما يواكب بهذه الطريقة آلية تخليق الكلوروفيل (22).
لقد ناقشنا فى فصل سابق تخليق الكلوروفيل، وأشرنا فى ذلك الى البروتوبورفيرين – 9 (protoporphyring- 9) كأحد المركبات الوسطية فى مثل هذا التخليق البيولوجى biosynthesis. ويتبنى جرانيك Granick (27) رأى كون هذا المركب يمثل عصب التخليق البيولوجى biosynthesis لكل من السيتوكرومات cytochromes والكلوروفيل chlorophyll، وأن المسار التخليقى المتخذ يعتمد على أن من المعدنين – المغنيسيوم أم الحديد – هو الذى يدخل فى التركيب البورفيرينى porphyrin structure. لقد اكتشف كل من برايس وكاريل Price & Carell (60) فى دراسة لاحقة، أن أضافة الحديد الى خلايا اليوجلينا euglena، قد أزادت زيادة معتبرة من معدل تخليق الكلوروفيل (شكل: 3-15).

لقد شخص الحديد على أنه أحد مكونات بروتينات الفلافين flavorprotein العديدة (metallo-flavoproteins)، وهى البروتينات النشطة فى عمليات الاكسدة



شكل 3-15: تغير معدّلات تخليق الكلوروفيل بالنسبة للزمن. نُمّيت الخلايا تحت ظروف قلة الضوء (50قدم شمعة)، ومحتوى حديدى كاف ($3 \times 10^{-5}M$)، ومنخفض ($1.8 \times 10^{-7}M$). علقت الخلايا التى افتقرت إلى الحديد بعد حصادها في محلولين للفوسفات المنظمين buffer phosphate ($10^{-3}M$، pH6)؛ أضيف لأحدهما فقط الحديد ($3 \times 10^{-5}M$) و«حضن» تخليق الكلوروفيل تحت شدّة إضاءة قوية. أخذت عينات لتحليل الكلوروفيل في أوقات مختلفة.

البيولوجية biological oxidation . كما وجد الحديد أيضا فى بروتينات البورفيرين الحديدية iron-prophyrin proteins والتى تحتوى على السيتوكرومات cytochromes، وانزيم البيروكسيدير peroxidases، والعوامل المساعدة. وتناقش أنشطة وتوصيف هذه الانزيمات فى موضع آخر من هذا الكتاب.

أعراض شح الحديد Iron deficiency symptoms

إن من أسهل الأعراض على الملاحظة والدالة على معاناة النبات من نقص عنصر الحديد، هو اصفرار وشحوب أوراقه. وعلى وجه العموم تكون الأوراق الأحدث أسرع فى تأثرها بالنقص، بينما لا يظهر الشحوب والاصفرار على الأوراق الاكثر نضجا بالمرة فى بعض الأحيان. والسبب الأساسى فى هذا هو إنعدام الحركية نسبياً للحديد فى النبات، وبهذا لا تستطيع الأوراق الأحدث سحب ماتحتاجه من حديد من شقيقاتها الاكبر. من بين ملامح إصفرار وشحوب الأوراق الناتج عن شح الحديد هو تميزه بالحدوث فى المساحات بين العروق، فنجد سطح الورقة يظهر فى العادة كشبكة معقدة دقيقة من العروق الخضراء تحصر بينها مساحات مصفرة شاحبة. ولا يحدث إصفرار تام للأوراق الأحدث إلاّ لماما. وربما تتعرض التعرقات من الدرجة الثانية والثالثة secondary and tertiary veins الى الاصفرار والشحوب فى ظل ظروف الشح الشديد.

لقد بذل العديد من المحاولات فى سبيل العثور على علاقة تناسبية بين نقص الحديد وبين المحتوى الكلوروفيللى، لم تسفر إلاّ عن القليل من النجاح ـ فبعض الباحثين قد وجدوا على سبيل المثال تناسباً واضحاً بين المحتويين الحديدى والكلوروفيللى (36، 67، 72)، بينما نجد البعض الآخر قد كشف عن كون أن الأوراق المصفرة ربما تحتوى على نفس المحتوى الحديدى الموجود عادة فى الأوراق السليمة، إن لم يزد (35، 44، 76). لقد اكتشف جاكوبسون وأويرتلى Jacobson and Oertli (37) فى دراسة حول نقص الحديد فى نبات عباد الشمس sun flower، أنه يمكن التوصل الى تناسب واضح فى هذا الشأن إذا ما زود النبات بالحديد بمعدل منتظم. ومع ذلك إذا ماعرض النبات لفترة قصيرة من نقص الحديد، أعقبتها فترة إمداد بالحديد بكميات مناسبة، فلن يكون هناك

علاقة تناسبية بين المحتويين الحديدى والكلوروفيللى، ويوكن السبب فى ذلك على الأرجح هو الامتصاص المعزز للحديد بعد التجويع. لقد وجد الباحثان المذكوران أن اصفرار الأوراق وشحوبها فى نبات عباد الشمس ليس بالعملية كاملة الارتداد الانعكاسى. ومن هنا إذا ما عاد تزويد نبات إصفر بفعل نقص الحديد الى التزود بكميات طبيعية من العنصر، فالارجح أن تستعيد الأوراق المصفرة الشاحبة مراكمتها لكميات من الحديد تتساوى مع ما كانت تراكمه فى الظروف العادية، وربما اكثر منها. واقترح كل من جاكوبسون وأويرتلى (37) أن يكون نقص الحديد مثبطاً لتكوين البلاستيدات الخضراء chloroplast من خلال تثبيطة لتخليق البروتين، وهى حقيقة ربما تصلح لتفسير الشفاء غير الكامل من مرض شحوب واصفرار الأوراق.

المنغنيز Manganese

وظائف المنغنيز Function of manganese

يبدو أن المنغنيز عامل ضرورى فى التنفس respiration، وفى التحول الغذائى للنتروجين nitrogen metabolism. إذ يعمل المنغنيز فى كلا العمليتين بوصفه منشط للانزيمات enzyme activator. ومع ذلك ففى الكثير من الحالات، وبالذات فى تفاعلات التنفس، يمكن أن يستبدل المنغنيز بايونات موجبة ثنائية التكافؤ، أخرى مثل المغنيسيوم Mg^{2+}، والكوبلت Co^{2+}، والزنك Zn^{2+}، والحديد Fe^{2+}. ويعتبر المغنيسيوم هو بديل المنغنيز الاكثر شيوعاً. وتبدو ضرورة المنغنيز، مع ذلك، بالنسبة لبعض التفاعلات الداخلة فى التحول الغذائى فى النبات. فمثلا يتطلب انزيم الـ malic dehydrogenase، وهو انزيم دورة كريبس، المنغنيز بصفته عامل منشط. كما يتطلب وجود المنغنيز كمنشط أيضا، انزيم آخر من انزيمات دورة كريبس Krebs cycle هو إنزيم الاوكسالوسوكسينيك ديكربوكسيليز oxalosuccinic decarboxylase، على الرغم من أن المطلوب من المنغنيز فى هذه الحالة، ربما يعوض جزئياً بالكوبلت. يمكن للمرء، استرشاداً بالأبحاث المتعمقة التى أجريت على انزيمات دورة

كريبس، أن يخرج باستنتاج أن المنغنيز هو أيونات المعدن السائدة فى تفاعلات دورة كريبس.

لقد كشف منذ بعض الوقت عن كون أن المنغنيز يؤدى دوراً هاماً فى إختزال النترات nitrate reduction (6). ولكن تم فى وقت لاحق توضيح هذا الدور بعض الشيء. يلعب المنغنيز دور المنشط لانزيمات إختزال النترات enzymes nitrate reductase وانزيم الـ hydroxylamine reductase (53، 64). يدعم تفضيل الخلايا التى تفتقر الى المنغنيز للأمونيا على النترات بوصفها مصدر للنتروجين، دور المنغنيز السابق ذكره (55). ويعتقد أيضا بأن المنغنيز يدخل فى تحطيم أو اكسدة حامض الانـدول – 3– أسيتى indole -3- acitic acid (IAA)، وهو أوكسين طبيعى فى النباتات (26، 41).

يشير انخفاض معدل البناء الضوئى فى الطحالب algae، والذى يحدث فى مرحلة مبكرة من شح المنغنيز، الى دور مباشر يلعبه المنغنيز فى البناء الضوئى (77). فبناء على أبحاث إيستر وآخرين Eyster et al (19) تزيد حساسية الكلوروفيل للتحطم بزيادة الضوء مع الزيادة فى شح المنغنيز، مما يؤدى بالضرورة الى اصفرار وشحوب نبات الكلوريللا chlorella pyernoidosa. كما وجدوا أيضا تثبيطاً حدث فى تفاعل هيل Hill reaction فى ظل ظروف شح المنغنيز. ويبدو من الابحاث التى أجريت على طحلب ankistrodesmus braunii أن موقع نشاط المنغنيز يكون فى خطوة البناء الضوئى الخاصة بانتاج الأوكسجين (42، 43). لا يرتبط الاختزال الضوئى photoreduction فى عملية البناء الضوئى بشح المنغنيز.

أعراض شح المنغنيز Manganese deficiency symptoms

تتميز أعراض شح المنغنيز بظهور بقع صفراء شاحبة وبقع ميتة فى المساحات بين تعرقات الورقة. وربما تظهر هذه الأعراض أول ماتظهر على الأوراق الفتية لبعض الأنواع، بينما يبدأ ظهورها فى أنواع أخرى على الأوراق الأقدم. وربما تلاحظ بقع بنية ميتة brown necrosis على فلقات cotyledons بذور

البازلاء والفاصوليا أيضا (30،58). ويظهر أيضا أن لنقص المنغنيز تأثير ملحوظ على البلاستيدات الخضراء.

لقد وجد الباحث التينج Eltinge (17) أن البلاستيدات الخضراء لأوراق نبات الطماطم tomato هى أول أجزاء النبات التي تتأثر بشح المنغنيز. إذ تفقد البلاستيدات الخضراء كلوروفيلها وكذلك حبيبات النشاء، ويميل اخضرارها الى اللون الأصفر، وتزيد أحجام فجواتها، ويصبح تركيبها حبيباً، ثم تتفسخ وتتحلل فى نهاية الأمر.

النحاس Copper

وظائف النحاس Function of copper

ليس هناك مجال للشك فى ضرورة توفر النحاس لقيام النبات بالتحول الغذائى بصورة طبيعية. إذ يعتبر النحاس أحد مكونات انزيمات الفينوليزيز phenolases واللكيز laccase، وأوكسيديز حامض الأسكوربى ascorbic acid oxidase كما وأن دوره كجزء مكون لهذه الانزيمات ربما يمثل الوظيفة الأهم للنحاس فى النبات (55). ان الابحاث التى قام بها نيش Neish (56) وجرين وآخرون Green et al (28) توحى بأن النحاس ربما يكون له دور فى البناء الضوئى. فعلى سبيل المثال وجد نيش أن البلاستيدات الخضراء لنبات النفل clover تحتوى على غالبية نحاس النبات. كما وجد جرين ومساعدوه أن معدل البناء الضوئى الحادث فى الكلوريللا chrolella pyrenoidosa يمكن أن ينخفض بفعل تزويد الوسط الغذائى culture medium بمركبات عضوية قادرة على تكوين مركبات يدخل النحاس فى تركيبها. وعلاوة على ذلك وجد لوسالوت وآخرون Loustalot et al. (45) أن ثانى اوكسيد الكربون يقل إمتصاصه فى أشجار الناتج tung tress التى تعانى من شح النحاس. أضف إلى ذلك أنه من المعروف إحتواء البلاستيدات الخضراء على بروتين له محتوى نحاسى يسمى البلاستوسيانين plastocyanin وله أهميته فى البناء الضوئى.

أعراض شح النحاس Copper deficiency symptoms

يعتبر من أسهل أعراض شح النحاس على الاكتشاف، تلك الأعراض التى تظهر فى مرض يصيب أشجار الفاكهة ويسمى «الايكسانثيما» «exanthema» وظاهرة تسمى «بالاسترداد» – «reclamation» تحدث فى نباتات الحبوب cereals والبقوليات leguminous. ولا يدخل وصف هذين المرضين فى موضوع كتابنا. ولكن يجدر القول بأن شح النحاس يسبب عموماً موت طرف الأوراق الفتية يتقدم على إمتداد حوافها بما يضفى عليها مظهراً ذابلاً وفى ظل الظروف الأقسى، ربما تفقد الأوراق، بل ويذبل النبات برمته.

الزنك Zinc

وظائف الزنك Function of zinc

يدخل الزنك فى التخليق البيولوجى لأوكسين حامض اندول -3- الأسيتى auxin indole -3- acetic acid (IAA) (IAA) فلقد لاحظ سكوج Skoog (66) أن هناك تقلص ملحوظ فى المحتوى الأوكسينى لنبات الطماطم tomato الذى يفتقر الى الزنك. وعند تزويد النبات بجرعات تعويضية من الزنك بعد إفتقاره اليه، لوحظ زيادة ملموسة فى محتواه من الـ IAA. إن كلاً من التجاوبين المذكورين (ونعنى زيادة وقلة المحتوى الأوكسينى للنبات) يسبقان تجاوب نمو النبات لنقص الزنك أو إضافته، مما يوحى بأن تصاحب أعراض شح الزنك بانخفاض فى تركيز الأوكسين فى النبات. ولقد كشف بحث لاحق عن أن محتوى النبات من التريبتوفان tryptophan يتوازى مع محتواه من الأوكسين – وذلك فى حالتى شح الزنك، وتزويد النبات بكميات مناسبة منه. ولقد استخلص من ذلك أن الزنك يقلص المحتوى الأوكسينى، وذلك من خلال دخوله فى تخليق التريبتوفان، الذى يسبق الأوكسين (71). لقد وجد الباحث ناسون Nason (52) ما يدعم هذه الفرضية – أن نشاط انزيم التريبتوفان سينثيتيز tryptophan synthetase يصبح منخفضاً فى احد الاعفان الوردية neurospora

الذى يفتقر الى الزنك. إذ يصبح هذا الانزيم من العوامل المساعدة على اتمام تفاعل السيرين serine مع الاندول indole لتكوين التريبتوفان tryptophan.

يشارك الزنك فى التحولات الغذائية للنبات بوصفه منشط للعديد من الانزيمات. ان انزيم carbonic anhydrase هو أول الانزيمات الحاوية للزنك فى اكتشافه (40). يساعد هذا الانزيم على تحلل حامض الكربونيك الى ثانى اوكسيد الكربون والماء. أما الانزيمات الأخرى المعتمدة على وجود الزنك فهى انزيم الـ alcohol dehydrogenase وانزيم الـ pyridine nucleotide (32، 54) dehydrogenase. إن تراكم الفوسفور غير العضوى فى نباتات الطماطم شحيحة الزنك، يوحى بأن الزنك ربما يقوم بدور المنشط لأحد انزيمات نقل الفوسفات phosphate transferring enzyme، مثل هيكسوز كينيز hexose kinase أو انزيم triosephosphate dehydrogenase. ومن الخصائص شديدة التمييز لشح الزنك هى مراكمة مركبات النتروجين القابل للذوبان، مثل الأحماض الأمينية amino acids والأميدات amides (59). يمكن للمرء أن يفترض من هذه الملاحظات أن الزنك يلعب حتماً دوراً هاماً فى تخليق البروتين.

أعراض شح الزنك Zinc deficiency symptoms

تظهر على وجه العموم أولى علائم نقص الزنك فى صورة اصفرار وشحوب المناطق بين عروق الأوراق الأقدم، بدءاً بطرف الورقة وحوافها. وسرعان ما يعقب هذا ظهور بقع ميتة، مثلما يحدث فى نبات القطن (5). إن صغر حجم الأوراق وقصر السلاميات اللذان ينتجان من توقف النمو يعتبران من نتائج الشح الشديد للزنك. وربما يكون تشوه اوراق النبات هو من أسهل أعراض نقص الزنك تعرفاً عليها. وتكون هذه الأوراق أصغر فى حجمها، مشوهة الشكل، ملتوية المظهر، ربما تتجمع على أغصان قصيرة وردية الشكل rosettes. يسمى أحيانا تأثير نقص الزنك على الأوراق بمرض «الورقة الصغيرة little leaf». وربما يكون لغياب الزنك أثراً عكسيا على انتاج بذور الفاصوليا والبازلاء وتطور ثمار الموالح citrus.

البـــورون Boron

وظائف البورون: Function of boron

على الرغم من أن أعراض نقص البورون فى النبـات تعتبـر أعـراضاً ظاهـرة بشدة، فان دوره فى التحولات الغذائية للنبات لم يتضح تماما بعد. لقد كون كل من الباحثيـن غوتش وداجـر Gauch and Dugger (24،23) فكـرة قويـة حول دخول البورون فى نقل الكربوهيدرات carbohydrate transport فى النبات. ولقد لفتا الانتباه الى حقيقـة أن أيـون البـورات borate ion سوف يسهـل تجمعـه مع مركبات الـ polyhydroxy compounds مثل السكر. وكـانت وجهـة نظرهـم أن السكر ينتقل بسهولة عبر أغشية الخلايا إذا كان فى صورة مركبـات البـورات borate complex. وكمقتـرح بديـل، إعتقـدا أنـه من الممكـن أن يكـون أيـون البورات مصاحباً لغشاء الخلية حيث يمكنه أن يجتمع بجزىء السكر ويسّهـل مساره عبر الغشاء. جذب غوتش وداجر الانتباه أيضا الى حقيقـة أن السمـات المشتركة لنقص البورون فى النبات هى موت أطراف الساق والجذور وسقوط الأزهار، وكلها من مناطق النبات عالية النشاط فى تحولاتها الغذائية. لقد اقترحا أن تكون أعراض نقص البورون فى النبات هى فعلاً من أعراض نقص السكر فى النبات. حيث أن مناطق النبات التى تتمتع بنشاط عال فى تحولاتهـا الغذائيـة، تحتاج أيضا الى كميات أعلى من السكر، تكون هذه المناطق هى أولى مناطق النبات التى تتأثر بشح البورون فى النبات. إن دور البورون الذى ذكرناه أعلاه فى تنقل السكر قد وجد دعماً كبيراً من خلال التجـارب التـى استخـدم فيهـا السكروز ذو الكربون المشع المعلـم ^{14}C (65). لقـد ابـرزت هذه التجـارب أن إمتصاص السكر وتنقله فى النبات يتأخر فى النباتات التى تفتقر الى البـورون. كما يعضد البناء الضوئى بمحضر من ثانى اكسيد الكربون المشع $^{14}CO_2$ نظرية غوتش وداجر عن تسهيل البورون لانتقال السكريات (65) فلقد ظهـر أن تنقـل الكربون المعلم الداخل فى البناء الضوئى تقل كفاءته كثيراً فى النباتات شحيحة البورون.

على الرغم من إفتراض العديد من الأدوار للبورون فى التحول الغذائى للنبات لم يجمع إلاّ على قبول دوره فى تنقل السكر كحقيقة واقعة. لقد نسبت الى البورون أدواراً فى التمايز الخلوى cellular differentiation، وتطور الخلايا cell development، وفى التحــول الغذائــى للنيتروجيــن *nitrogen metabolism*، والاخصاب fertilization، والامتصاص الفعال للأمـلاح active salt absorption، والتحول الغذائى للهرمونـات hormone metabolism، والعلاقـات المائيـة water relations، والتحول الغذائى للدهن fat metabolism، والتحول الغذائى للفوسفور phosphorous metabolism، والبناء الضوئى photosynthesis (55). ورغماً عن كل ذلك، فلا يزال العثور على دلائل مقنعة تشهد على مشاركة ومسئولية البورون فى هذه العمليات شيئاً فى طيات المستقبل. وبالفعل يمكن للمرء أن يجادل فى تأثر كل العمليات المذكورة أعلاه تأثراً غير مباشر فقط بوجود البورون، وذلك من خلال تأثيره على تنقل السكر وتوزعه فى النبات.

أعراض شح البورون Boron deficiency symptoms

إن أول الأعراض المرئية لشح البورون هو موت طرف المجموع الخضرى shoot tip. ويسبب هذا فى العادة نمو أطراف جانبية جديـدة حيث سرعـان ما تموت أيضا. وربما تكتسب الأوراق تركيباً نحاسياً سميكاً، بل وتتجعد أحيانا وتصبح قصيفة brittle تماماً.

وعلـى وجـه العمـوم لا تتكـون الأزهـار ويتوقـف الجـذر عن النمـو. أمـا أعضاء الخـزن أو الأعضاء اللحميـة shorage or fleshy organs فتتأثــر تأثيــراً ظاهراً للعيان بهذا النقص فى البورون. إذ يبدأ تحلل عام فى الأنسجة الداخلية الذى يسبب بدوره فى ظهور الانحرافات والتشوهات abnormalities، مثل تعفن قلب نبات بنجر السكر heart rot of sugar beet، وتكون الفلين الداخلى فى ثمار التفـاح internal cork formation in apples، والقـلب المائـى فى نبـات اللـفت turnip.

الموليبدينوم Molybdenum

وظائف الموليبدينوم Function of molybdenum

ارتبط الموليبدينوم لوقت طويل بتثبيت النتروجين الغازى وفى تمثيل النترات nitrate assimilation. سوف نتناول فى الفصل التالى الوظائف الرئيسية للموليبدينوم فى التحول النتروجينى الغذائى، وهو الفصل الذى خصصناه بالكامل لتحولات النتروجين الغذائية

لقد لاحظ العديد من الباحثين أن شح الموليبدينوم يقود دائماً الى انخفاض فى نسبة تركيز حامض الاسكوربيك فى النبات ascorbic acid (1،32). وإذا ما أعيد تزويد النبات بالكميات العادية من الموليبدينوم سرعان ما يستعيد المستويات الطبيعية لوجود حامض الأسكوربيك. لقد اقترح أرنون ـ Arnon (2) أن من المحتمل أن يكون دور حامض الأسكوربيك ascorbic acid دوراً وقائيا فى البلاستيدات الخضراء. فمثلاً تستعيد البلاستيدات الخضراء المعزولة نشاطها فى الفسفرة phosphorylating activity لمدة أطول بكثير إذا ما غسلت بمحلول حامض الأسكوربيك بتركيز 0.01 M. لقد جذب الباحث هيويت Hewitt (31)، والبحث غير المنشور لكل من هيويت وهاكليسبى Hucklisby الاهتمام بحقيقة أن البلاستيدة الخضراء يحدث بها إختلال فى النظام disorganization مع ظهور أعراض مايسمى بـ «ذيل السوط» ـ «whiptail»، وهو مرض شائع من أمراض شح الموليبدينوم. هناك أيضا بعض الشواهد على أن الموليبدينوم يدخل فى التحول الغذائى للفوسفور phosphorous metabolism فى النبات. ولكن آلية نشاط الموليبدينوم فى تحول الفوسفور الغذائى لم تفسر حتى الآن.

أعراض شح الموليبدينوم: Molybdenum deficiency symptoms

ربما تبدأ الأعراض الظاهرة لنقص الموليبدينوم بتبقع المساحات البينية بين تعرقات الأوراق الدنيا ببقع صفراء شاحبة chlorotic interveinal mottling of

وفى ظل الظروف الأقسى ربما تتحول المناطق الشاحبة الى مناطق lower leaves ميتة مما يسبب ذبول الورقة. ويثبط تكوين الأزهار، أما إذا ما تكونت فسرعان ما تسقط قبل تكوينها لثمار.

إن مرض «ذيل السوط» الذى يصيب النبات نتيجة لشح الموليبدينوم، يظهر بجلاء نمطى فى نباتات القرنبيط cauliflower. فيظهر أولاً تبقع الأوراق بالشحوب فى المناطق ما بين تعرقات الأوراق وربما تصبح حواف الأوراق رمادية اللون، ومن ثم تتحول الى اللون البنى. وتذبل أنسجة الورقة، ولا يبقى منها غير العرق الوسطى midrib وقطع متفرقة صغيرة من نصل الورقة leaf blade مما يشكل مظهر الذيل أو السوط.

REFERENCES

1. Agarwala, S. C., and E. J. Hewitt. 1954. Molybdenum as a plant nutrient. IV. The interrelationships of molybdenum and nitrate supply in chlorophyll and ascorbic acid fractions in cauliflower plants grown in sand culture. *J. Hort. Sci.* 29:291.
2. Arnon, D. I. 1959. Chloroplasts and photosynthesis. In *The photochemical apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:181.
3. Bandurski, R. S., L. G. Wilson, and C. L. Squires. 1956. The mechanism of "active sulfate" formation. *J. Am. Chem. Soc.* 78:6408.
4. Bennett-Clark, T. A. 1956. Salt accumulation and mode of action of auxin: a preliminary hypothesis. In R. L. Wain and F. Wightman, eds., *Chemistry ana mode of action of plant growth substances.* London: Butterworths.
5. Brown, L., and C. C. Wilson. 1952. Some effects of zinc on several species of *Gossypium* L. *Plant Physiol.* 27:812.
6. Burström, H. 1939. Über die Schwermetallkatalyze der Nitratassimilation. *Planta* 29:292.
7. Calvin, M. 1954. Chelation and catalysis. pp. 221–256. In W. D. McElroy and H. B. Glass, eds., *Mechanism of enzyme action.* Baltimore, Md.: Johns Hopkins Press.
8. Davidson, F. M., and C. M. Long. 1958. The structure of the naturally occurring phosphoglycerides. 4. Action of cabbage leaf phospholipase. *Biochem. J.* 69:458.
9. Davis, D. E. 1949. Some effects of calcium deficiency on the anatomy of *Pinus taeda. Am. J. Botan.* 36:276.
10. Eaton, S. V. 1935. Influence of sulfur deficiency on the metabolism of the soybean. *Botan. Gaz.* 97:68.

11. Eaton, S. V. 1941. Influence of sulfur deficiency on metabolism of the sunflower. *Botan. Gaz.* 102:533.
12. Eaton, S. V. 1942. Influence of sulfur deficiency on metabolism of black mustard. *Botan. Gaz.* 104:306.
13. Eaton, S. V. 1949. Effects of phosphorus deficiency on growth and metabolism of sunflowers. *Botan. Gaz.* 110:449.
14. Eaton, S. V. 1950. Effects of phosphorus deficiency on growth and metabolism of soybean. *Botan. Gaz.* 111:426.
15. Eaton, S. V. 1951. Effects of sulfur deficiency on the growth and metabolism of the tomato. *Botan. Gaz.* 112:300.
16. Eaton, S. V. 1952. Effects of phosphorus deficiency on growth and metabolism of black mustard. *Botan. Gaz.* 113:301.
17. Eltinge, E. T. 1941. Effects of manganese deficiency upon the histology of *Lycopersicon esculentum. Plant Physiol.* 16:189.
18. Eversole, R. A., and E. L. Tatum. 1956. Chemical alteration of crossing over frequency in *Chlamydomonas. Proc. Natl. Acad. Sci.* 42:68.
19. Eyster, C., T. E. Brown, H. Tanner, and S. L. Hood. 1958. Manganese requirement with respect to growth, Hill reaction and photosynthesis. *Plant Physiol.* 33:235.
20. Florell, C. 1956. The influence of calcium on root mitochondria. *Physiol. Plant.* 9:236.
21. Florell, C. 1957. Calcium, mitochondria and anion uptake. *Physiol. Plant.* 10:781.
22. Gauch, H. G. 1957. Mineral nutrition of plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 8:31.
23. Gauch, H. G., and W. M. Dugger. 1953. The role of boron in the translocation of sucrose. *Plant Physiol.* 28:457.
24. Gauch, H. G., and W. M. Dugger. 1954. *The physiological role of boron in higher plants: a review and interpretation. Univ. Maryland Agr. Expt. Sta. Tech. Bull.* A-80.
25. Gilbert, F. A. 1951. The place of sulfur in plant nutrition. *Botan. Rev.* 17:671.
26. Goldacre, P. L. 1961. The indole-3-acetic acid oxidase-peroxidase of peas. pp. 143–147. In R. M. Klein, ed., *Plant growth regulation.* Ames, Iowa: Iowa State University Press.
27. Granick, S. 1950. Iron metabolism in animals and plants. *Harvey Lectures Ser.* 44:220.
28. Green, L. F., J. F. McCarthy, and C. G. King. 1939. Inhibition of respiration and photosynthesis in *Chlorella pyrenoidosa* by organic compounds that inhibit copper catalysis. *J. Biol. Chem.* 128:447.
29. Hall, J. D., R. Barr, A. H. Al-Abbas, and F. L. Crane. 1972. The ultrastructure of chloroplasts in mineral-deficient maize leaves. *Plant Physiol.* 50:404.
30. Hewitt, E. J. 1945. Marsh spot in beans. *Nature* 155:22.
31. Hewitt, E. J. 1963. The essential nutrient elements: requirements and interactions in plants. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology.* New York: Academic Press.
32. Hewitt, E. J., S. C. Agarwala, and E. W. Jones. 1950. Effect of molybdenum status on the ascorbic acid content of plants in sand culture. *Nature* 166:1119.
33. Hoch, F. L., and B. L. Vallee. 1958. The metabolic role of zinc. pp. 337–363. In C. A. Lamb, O. G. Bentley, and J. M. Beattie, eds., *Trace elements.* New York: Academic Press.

34. Hyde, B. B., and R. L. Paliwal. 1958. Studies on the role of cations in the structure and behaviour of plant chromosomes. *Am. J. Botan.* 45:433.
35. Iljin, W. S. 1952. Metabolism of plants affected with lime-induced chlorosis (calciose). III. Mineral elements. *Plant Soil* 4:11.
36. Jacobson, L. 1945. Iron in the leaves and chloroplasts of some plants in relation to chlorophyll content. *Plant Physiol.* 20:233.
37. Jacobson, L., and J. J. Oertli. 1956. The relation between iron and chlorophyll contents in chlorotic sunflower leaves. *Plant Physiol.* 31:199.
38. Joham, H. E. 1957. Carbohydrate distribution as affected by calcium deficiency in cotton. *Plant Physiol.* 32:113.
39. Kalra, G. S. 1956. Responses of the tomato plant to calcium deficiency. *Botan. Gaz.* 118:18.
40. Keilin, D., and T. Mann. 1940. Carbonic anhydrase. *Biochem. J.* 34:1163.
41. Kenten, R. H. 1955. The oxidation of indole-3-acetic acid by waxpod bean root sap and peroxidase systems. *Biochem. J.* 59:110.
42. Kessler, E. 1955. On the role of manganese in the oxygen-evolving system in photosynthesis. *Arch. Biochem. Biophys.* 59:527.
43. Kessler, E., W. Arthur, and J. E. Brugger. 1957. The influence of manganese and phosphate on delayed light emission, fluorescence, photoreduction and photosynthesis in algae. *Arch. Biochem. Biophys.* 71:326.
44. Lindner, R. C., and C. P. Harley. 1944. Nutrient interrelations in lime-induced chlorosis. *Plant Physiol.* 19:420.
45. Loustalot, A. J., F. W. Burrows, S. G. Gilbert, and A. Nason. 1945. Effect of copper and zinc deficiencies on the photosynthesis activity of the foliage of young tung trees. *Plant Physiol.* 20:283.
46. Lutman, B. F. 1934. *Cell size and structure in plants as affected by inorganic elements. Univ. Vermont Agr. Expt. Sta. Bull.* 383.
47. Lyon, C., and C. R. Garcia. 1944. Anatomical responses of tomato stems to variations in the macronutrient anion supply. *Botan. Gaz.* 105:394.
48. Lyon, C., and C. R. Garcia. 1944. Anatomical responses of tomato stems to variations in the macronutrient cation supply. *Botan. Gaz.* 105:441.
49. Mazia, D. 1954. The particulate organization of the chromosome. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 40:521.
50. McElroy, W. D., and A. Nason. 1954. Mechanism of action of micronutrient elements in enzyme systems. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 5:1.
51. Morton, A. G., and D. J. Watson. 1948. A physiological study of leaf growth. *Ann. Botan.* 12:281.
52. Nason, A. 1950. Effect of zinc deficiency on the synthesis of tryptophane by *Neurospora* extracts. *Science* 112:111.
53. Nason, A. 1956. Enzymatic steps in the assimilation of nitrate and nitrite in fungi and green plants. pp. 109–136. In W. D. McElroy and H. B. Glass, eds., *Inorganic nitrogen metabolism.* Baltimore, M.D.: Johns Hopkins Press.
54. Nason, A., N. O. Kaplan, and H. O. Oldewurtel. 1953. Further studies of *nutritional conditions affecting enzymatic constitution in Neurospora. J. Biol. Chem.* 201:435.
55. Nason, A., and W. D. McElroy. 1963. Modes of action of the essential mineral elements. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology.* New York: Academic Press.
56. Neish, A. C. 1939. Studies on chloroplasts. II. Their chemical composition and the distribution of certain metabolites between the chloroplasts and the remainder of the leaf. *Biochem. J.* 33:300.

57. Njoku, E. 1957. The effect of mineral nutrition and temperature on leaf shape in *Ipomoea caerulea*. *New Phytologist* 56:154.
58. Piper, C. S. 1942. Investigations on copper deficiency in plants. *J. Agr. Sci.* 32:143.
59. Possingham, J. V. 1956. The effect of mineral nutrition on the content of free amino acids and amides in tomato plants. I. A comparison of effects of deficiencies of copper, zinc, manganese, iron and molybdenum. *Australian Biol. Sci.* 9:539.
60. Price, C. A., and E. F. Carell. 1964. Control by iron of chlorophyll formation and growth in *Euglena graciles*. *Plant Physiol.* 39:862.
61. Reed, H. S. 1946. Effects of zinc deficiency on phosphate metabolism of the tomato plant. *Am. J. Botan.* 33:778.
62. Robbins, P. W., and F. Lipmann. 1956. Identification of enzymatically active sulfate as adenosine-3'-phosphate-5'-phosphosulfate. *J. Am. Chem. Soc.* 78:2652.
63. Robbins, P. W., and F. Lipmann. 1956. The enzymatic sequence in the biosynthesis of active sulfate. *J. Am. Chem. Soc.* 78:6409.
64. Sadana, J. C., and W. D. McElroy. 1957. Nitrate reductase from *Achromobacter fischeri*. Purification and properties: functions of flavines and cytochrome. *Arch. Biochem. Biophys.* 67:16.
65. Sisler, E. C., W. M. Dugger, and H. G. Gauch. 1956. The role of boron in the translocation of organic compounds in plants. *Plant Physiol.* 31:11.
66. Skoog, F. 1940. Relationships between zinc and auxin in the growth of higher plants. *Am. J. Botan.* 27:939.
67. Smith, P. F., W. Reuther, and A. W. Specht. 1950. Mineral composition of chlorotic orange leaves and some observations on the relation of sample preparation technique to the interpretation of results. *Plant Physiol.* 25:496.
68. Steffensen, D. 1953. Induction of chromosome breakage at meiosis by a magnesium deficiency in *Tradescantia*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 39:613.
69. Steffensen, D. 1955. Breakage of chromosomes in *Tradescantia* with a calcium deficiency. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 41:155.
70. T'so, P. O. P., J. Bonner, and J. Vinograd. 1957. Physical and chemical properties of microsomal particles from pea seedlings. *Plant Physiol. Suppy.* 32:XII.
71. Tsui, C. 1948. The role of zinc in auxin synthesis in the tomato plant. *Am. J. Botan.* 35:172.
72. Wallihan, E. F. 1955. Relation of chlorosis to concentration of iron in citrus leaves. *Am. J. Botan.* 42:101.
73. Webster, G. C. 1953. Peptide bond synthesis in higher plants. I. *Arch. Biochem. Biophys.* 47:241.
74. Webster, G. C. 1956. Effect of monovalent ions on the incorporation of amino acids into protein. *Biochem. Biophys. Acta* 20:565.
75. Webster, G. C., and J. E. Varner. 1954. Mechanism of enzymatic synthesis of gamma-glutamylcysteine. *Federation Proc.* 13:1049.
76. Weinstein, L. H., E. R. Purvis, A. N. Meiss, and R. L. Uhler. 1954. Absorption and translocation of ethylenediamine tetraacetic acid by sunflower plants. *J. Agr. Food Chem.* 2:421.
77. Wiessner, W. 1962. Inorganic micronutrients. pp. 267–286. In R. A. Lewin, ed., *Physiology and biochemistry of algae*. New York: Academic Press.

الفصل السادس عشر

التحول الغذائى للنتروجين Nitogen metabolism

مــقــدمــة Introduction

سوف نخصص فصلاً كاملاً لمناقشة موضوع التحول الغذائى للنتروجين nitrogen metabolism، آخذين بنظر الاعتبار عدم كفاية فصل فى كتاب لإماطة اللثام عن خبايا موضوع حيوى ومعقد من هذا. يأتى النتروجين الرابع فى الترتيب بعد الكربون، والهيدروجين والاوكسجين بالنسبة لوجوده فى الكائن الحى، إذ يدخل فى تركيب مركبات هامة مثل البروتين protein، والأحماض النووية nucleic acids، وبعض منظمات النمو growth regulators، وفى الكثير من الفيتامينات. وبوصفه أحد مكونات المركبات المذكورة والكثير غيرها، يصبح للنتروجين دخل ونفوذ فى جل أو ربما كل التفاعلات الكيميائية الحيوية التى تشكل عصب الحياة.

الكميات العظمى من النتروجين الموجود فى النبات، وأهمية هذا العنصر فى تركيب النبات وتحولاته الغذائية، وإحتياج النبات لمدد دائم من هذا العنصر الحيوى دونما إنقطاع، تكشف كلها عن موقف حذقت الطبيعة فى تلوينه بتناقض مسرحى. فحيث يشكل النتروجين حوالى 80% من الغلاف الجوى المحيط بأرضنا يمكن القول بأن عالم النبات مغمور فى بحر من النتروجين. وتكمن سخرية الطبيعة فى أن النتروجين لا يعتبر متاحاً فى صورته هذه لغالبية النباتات. وبالفعل، فإن النتروجين يعتبر أحد اكثر العناصر خمولاً، حيث يتطلب درجات حرارة عالية وضغوط كبيرة فى سبيل الاشتراك فى تفاعلات مع العناصر الأخرى أو مع مركباتها. ومع أن بعض أشكال النتروجين المتحد أو المثبت combined or fixed يمكن أن تدخل فى تركيب التربة بدون مشاركة من الكائنات الحية (ومثال ذلك اكاسيد النتروجين nitrogen oxides الناتجة عن تفريغ الشحنات الكهربية أثناء برق العواصف الرعدية)، فإن كمية اكبر من ذلك بكثير يجرى تثبيتها عن طريق تدخل الكائنات الحية الدقيقة التى تعيش فى التربة

soil microorganisms . والسؤال المطروح الآن، ما هى أشكال وجود النتروجين المتاحة لاستخدام النبات؟ وكيف يجرى تحويل نتروجين الجو، أو النتروجين الجزيئى، الى هذه الأشكال؟. سوف نناقش على الصفحات التالية أشكال النتروجين المتاح وطرق إمتصاص النبات لها، ودخول النتروجين المختَزَل فى تركيب أحماض الكيتو keto acids، فى سبيل تكوين الأحماض الأمينية amino acids، وتخليق البروتين protein synthesis، وأخيرا تحلل البروتين والأحماض الأمينية. degradation of protein and amino acids.

التغذية بالنتروجين Nitrogen nutrition

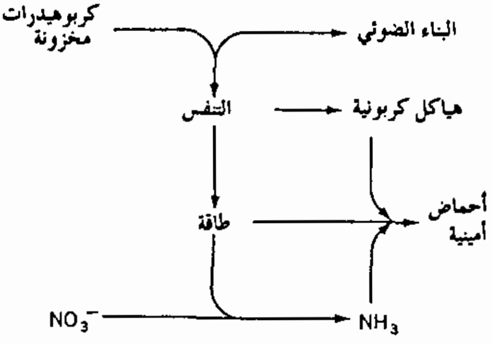
إذا استثنينا الأنواع القادرة على تثبيت النتروجين الجزيئى، فإن غالبية النباتات تمتص النتروجين من التربة فى صورة مثبتة. يجوز تقسيم أشكال النتروجين المتاحة للنباتات الى أربعة مجاميع: النتروجين الموجود فى النترات nirate nitrogen النترجين الموجود فى الأمونيا ammonia nitrgen، النتروجين العضوى organic nitrogen، والنتروجين الجزيئى molecular nitrogen. إن قليلا من النباتات (أنواع خاصة من البكتريا والطحالب certain bacteria & algae) تستطيع وحدها الانتفاع بكل الأشكال الأربعة المتاحة من النتروجين (64). ورغما عن أن غالبية أنواع النباتات تنتفع بالشكل النتراتى للنتروجين، إلاّ أن العديد من النباتات يستطيع الاستفادة من الأمونيا وبعض أشكال النتروجين العضوى. ويقتصر الانتفاع بالنتروجين الجزيئى فقط على عدد قليل من المجاميع التى توجد بين الأشكال الأدنى فى الحياة النباتية، ومن ضمنها أنواع بعينها من البكتريا الحية الحرة free- living bacteria (ومنها مثلاً البكتريا الأزوتية azotobacter، والكلوستريديوم clostridium)، والطحالب الخضراء المزرقة blue- green algae (مثل النوستوك nostoc والأنابينا anabaena). علينا أن نقول مع ذلك أن قائمة أصناف النباتات التى تنتفع بالنتروجين الجزيئى تزيد يوماً عن يوم.

نيتروجين النترات والأمونيا Nitrate and ammonia nitrogen

تمتص جذور غالبية النباتات الراقية النتروجين فى صورة نترات (NO_3^-) من

التربة. ولكن النتروجين فى صورته هذه لا يستخدم مباشرة من قبل النبات، بل عليه أن يُختزل الى الأمونيا قبل أن يدخل فى اتحاد لتكوين المركبات النتروجينية الموجودة فى النبات. ويتطلب إختزال النترات لتحويله الى أمونيا طاقة التنفس energy of respiration. ومن هنا نجد أن كربوهيدرات النبات لا تكتفى بتوفير الهياكل الكربونية carbon skeletons الضرورية لاستيعاب الأمونيا، بل توفر أيضا الطاقة الضرورية لاختزال النترات، وذلك من خلال تحللها أثناء عملية التنفس (56،5). لقد لاحظ العديد من الباحثين فى هذا الشأن أنه فى ظل توفر ظروف الاختزال المكثف للنترات والتمثيل فى الظلام assimilation in the dark، تنخفض مستويات الكربوهيدرات فى النبات انخفاضا ملموساً. لا يكون انخفاض مستويات الكربوهيدرات فى النور فى ظل الظروف المذكورة آنفا ملموساً بالمقارنة لما يحدث فى الظلام بسبب التأثير التعويضى الناجم عن عملية البناء الضوئى photosynthesis. يمثل الشكل (16-1) رسماً تخطيطياً يوضح العلاقة بين الحالة الكربوهيدراتية فى النبات وبين إختزال النترات وتمثيلها nitrate reduction and assimilation.

لقد تكشف العديد من المراحل البينية intermediates أثناء دراسة إختزال النترات الى أمونيا، وذلك فى تجارب أجريت على البكترا bacteria والطحالب fungi. ولقد افترض أن الخطوة الأولى فى اختزال النترات هى تحويل النترات إلى نتريت nitrite (NO_2^-) ولقد دعم هذا الافتراض كثيراً بأبحاث كل من ايفان Evan وناسون Nason، عندما شخصا وجود النتريت فى أنسجة النبات، وعن



شكل 16-1 : العلاقة بين الحالة الكربوهيدراتية للنبات واختزال النترات وتمثيلها.

طريق عزل أحد الانزيمات القادرة على تشجيع هذا الاختزال – نيترات ريدكتيز nitrate reductase، من أوراق نبات فول الصويا soybean والنيروسبورا (عفن وردى) neurospora (17، 35). وحيث يتطلب تكوين النتريت نقل الكترونين الى النترات، ظهر الظن بأن الخطوة البينية التالية تكشف عن مركب يتطلب نقل الكترونين الى النتريت. وينطبق هذا على مركب الهيبونتريت (HNO) hyponitrite، على الرغم من أنه لم يكتشف أبداً فى أنسجة النبات. لقد كشفت الدراسات التى جرت على الانزيمات عن ما يدعم اشتراك الهيبونتريت كمركب بينى فى إختزال النترات. لقد تم استخلاص منظومات انزيمية، حوت بالطبع انزيم النتريت ريدكتيز nitrite reductase، وذلك من النيروسبورا neurospora وأوراق فول الصويا soybean والطحالب الخضراء المزرقة كالـ anabaena cylindrica – وكلها تقدر على تشجيع إختزال النتريت الى أمونيا (35، 48). كما أظهرت أبحاث أخرى أن الهيبونتريت هو من نواتج إختزال النتريت (34). وأخيراً أوضحت أبحاث كل من فير وباريل Fear and Burrell (20) أن مستحضرات النبات plant preparations قادرة على إختزال الهيبونتريت المعلم الى الأمونيا. لقد اقترح الباحث فيرهوفين Verhoeven (57) أن يكون السبب فى عدم الكشف عن الهيبونتريت يكمن فى عدم استقراره الشديد، مما يجعل تحوله الى مركبات أخرى يتم بنفس السرعة التى يتكون بها.

بما يتمشى مع مفهوم إنتقال الالكترونين المذكور آنفا، اقترح أن يكون مركب الهيدروكسيل أمين hydroxylamine (NH_2OH)، هو الخطوة التالية فى تتابع المركبات البينية التى تقودنا من النترات الى الأمونيا. لقد كشف عن تكون الهيدروكسيل أمين فى الشكلين الأرقى والأدنى من حياة النبات. فلقد وجد مثلاً أحد الانزيمات فى النيروسبورا neurospora، يستطيع تشجيع تحويل الهيبونتريت الى الهيدروكسيل أمين (34). وتأتى الخطوة الأخيرة فى التتابع موضع دراستنا فى تحويل الهيدروكسيل أمين الى الأمونيا وهى خطوة أخرى تحتاج الى إضافة الكترونين. أما الانزيم المساعد على حدوث التفاعل – هيدروكسيل امين ريدكتيز hydroxylamine reductase فلقد كشف عن وجوده

فى النيروسبورا neurospora (75)، وكذلك فى النباتات الراقيـة (20). أن التتابـع الذى ناقشناه آنفا، والحادث اثناء إختزال النترات الى أمونيا فيجرى على النحو التالى (كتبنا رقم التأكسد oxidation number لكل مركب تحت رمز المركب)

NO_3	→	NO_2	→	HNO	→	NH_2OH	→	NH^3
نترات		نتريت		هيبونتريت		هيدروكسيل أمين		أمونيا
Nitrate		Nitrite		Hyponitrite		Hydroxylamine		Ammonia
+ 5		+ 3		+ 1		− 1		− 3

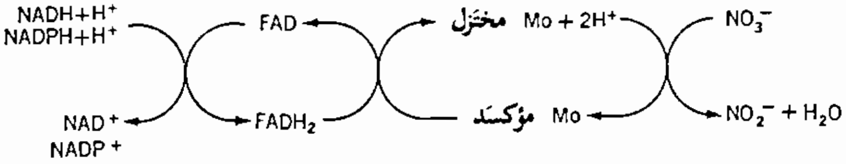
بسبب إنتشار وجود المركبات البينية المذكورة أعلاه فى النبات (باستثنـاء الهيبونتريت بالطبع)، واكتشاف إحتواء بعض أنسجة النبـات علـى الانزيمـات المساعـدة إختزال المركبـات المذكـورة، يعتقـد بأن التعـاقب غيـر العضوى inorganic sequence المذكور هو مسار هام لاختزال النترات فى النباتات. لايزال هناك ضرورة التأكد من حتمية إختزال النتروجيـن الـى مستـوى الأمونيـا، من عدمها قبل الدخول فى التفاعل مع المركبات العضوية للنبات. ويهمنا هنـا أن نقول أنه قد تراكمت الكثير من الشواهد الدالة على نتروجين الهيدروكسيل أمين قد يمتص فى مركبات عضوية قبل إختزاله الى أمونيا.

إذا افترضنا حتمية إختزال النترات الى أمونيا قبل التمكن من إدخال النتروجين الى منظومة التحولات الغذائية، علينا أن نلاحظ تمثيـل أسرع للنتروجيـن لدى الاستفادة بالأمونيا بدلاً من النترات بوصفها مصدراً للنتروجين. لقد أبرز عدد من الأبحاث أن تمثيل الأمونيا هو سريع بحق إذا ماقورن بتمثيل النترات. سوف تتمكن النباتات السليمة إذا مازودت بمصدر مناسب من الكربوهيدرات القابلة لاجراء عملية التنـفس عليهـا respirable carbohydrates أن تتحـد مع نيتروجيـن الأمونيا بسرعة فائقة ضمن منظومة التحول الغذائى، بدرجة يصعب معها العثور إلاّ على النزر اليسير من الأمونيا الحرة فى أنسجة النبات أثنـاء فترات إرتفـاع معدل إمتصاص النبات للنتروجين (50). وعلـى العـكس من ذلك، فإن النتـرات الحرة يمكن العثور عليها بكميات أعلى نسبياً فى أنسجـة النبـات. وكمـا هو الحال فى إختزال النترات وتمثيلها، يعتمد تمثيل الأمونيـا جزئيـاً علـى الحالـة الكربوهيدراتية للنبات. وبسبب سرعة تمثيـل الأمونيـا، ربمـا تنخـفض مصادر

الكربوهيدرات فى نبات ينتفع بالأمونيا كمصدر وحيد للنتروجين الى مستوى خطير للغاية فى تدنيه (36، 38، 53). فعلى سبيل المثال، ربما ينتج فى نبات الطماطم نمو طرى عصارى عالى المجموع الخضرى، خال من ثمار، كنتيجة للنظوب الشديد لمصادر الكربوهيدرات.

ريدكتيز النترات والنتريت Nitrate and nitrite reductase لا تدخل فى مجال هذا الكتاب مناقشة النشاط الانزيمى الداخل فى كل خطوة من خطوات إختزال النترات. ولكن، بسبب تراكم كمية معتبرة من المعلومات عن انزيمات ريدكتيز النترات nitrate reductase وريدكتيز النتريت nitrite reductase، فسوف نناقش باختصار طبيعة هذه الانزيمات والعوامل المساعدة cofactors الداخلة فى التفاعلات التى تشجعها هذه الانزيمات.

إن ريدكتيز النترات هو بروتين فلافونى معدنى metalloflavoprotein ويعتبر عاملاً مساعداً فى اختزال النترات الى نتريت، وقد تمكن الباحثون من عزله بصورة عالية النقاوة من أوراق نبات فول الصويا soybean والنيروسبورا neurospora (17، 35). تحتوى هذه المنظومة الانزيمية على بيريدين نيوكليوتيد pyridine nucleotide (NADPH or NADH) قد تم إختزاله سلفاً، ويكون بصفة مانح (واهب، مجهز) للالكترونات electron donor، وكذلك فلافين أدينين ثنائى النيوكليوتيد flavine adenine dinucleotide بوصفه مجموعة prosthetic، والموليبدينوم molebdenum بوصفه منشط. تمر الإلكترونات من البيريدين المختزل reduced pyridine nucleotide الى الـ FAD، وينتج عن هذا إختزال الـ FAD الى ($FADH_2$). أما الالكترونات كما فى شكل (16-2) فتمر بدورها من الـ ($FADH_2$) الى الموليبدينوم



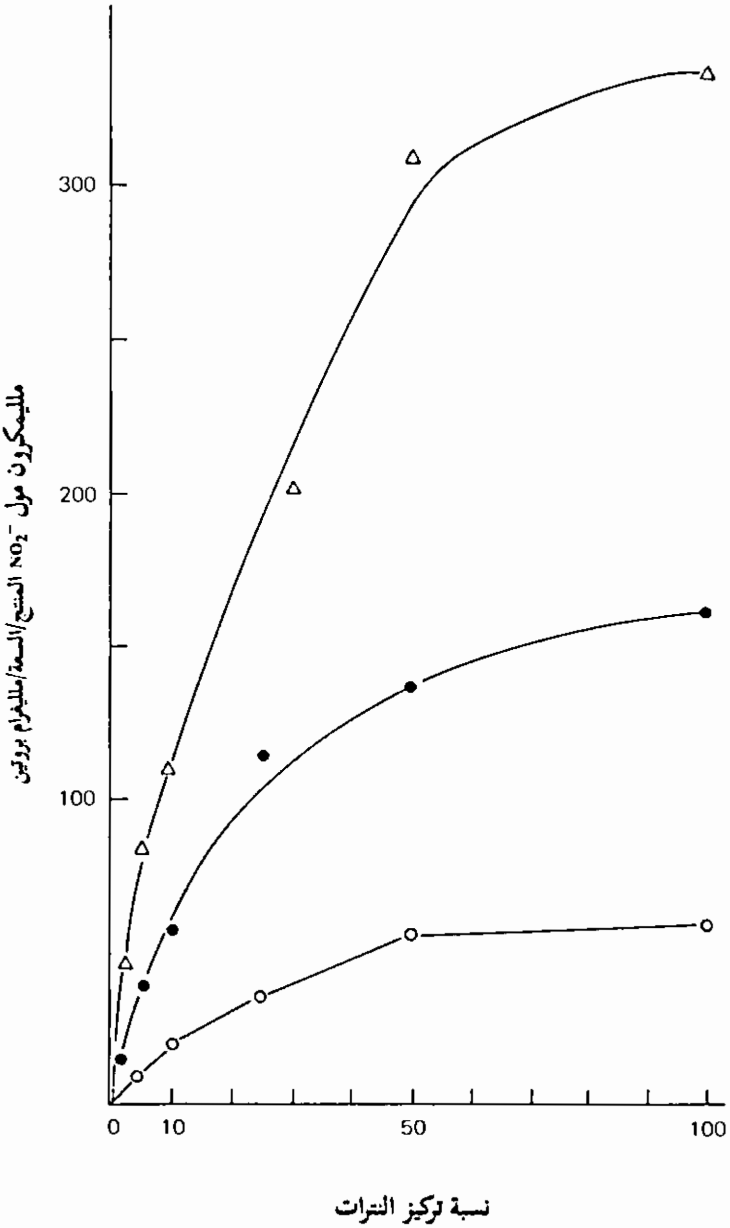
شكل 2-16: تعاقب نقل الالكترونات أثناء إختزال النترات بمساعدة إنزيم ريدكتيز النترات nitrate reductase

المتأكسد oxidized molybdenum وينتج عن هذا إختزال الموليبدينوم، الذى يمرر بدوره الالكترونات الى النترات، مختزلاً إياها الى النتريت (36).

يعتبر ريدكتيز النترات انزيماً مستحثاً inducible enzyme(7، 28). يتميز الانزيم المستحث عن الانزيم المؤلّف constitutive enzyme (الموجود دوماً فى الكائن الحى) فى أنه لا يظهر الاّ بوجود المادة المتأثرة به (مادة الاساس substrate، أو مادة الحث inducer.

وتكون المادة المتأثرة بانزيم ريدكتيز النترات nitrate reductase هى بالطبع مادة الحث الخاصة به. وعند غياب النترات لايمكن استقصاء ريدكتيز النترات nitrate reductase فى النبات (شكل: 16-3).

وعلاوة على النترات، يكون من الأهمية بمكان وجود عوامل أخرى مثل الضوء، وثانى اكسيد الكربون، والكالسيوم، فى سبيل تكوين ريدكتيز النترات nitrate reductase. لقد كشف العديد من الأبحاث عن أنه على الرغم من اكتشاف تكون ريدكتيز النترات فى الظلام فى بعض الاحيان، إلاّ أن تخليق بأكثر كفاءة يحدث عند تعرض النبات للضوء (7، 23، 30). وبالفعل لقد كشف بيفرز وآخرون Beevers et al (17) من خلال بادرات الذرة وفلقات الفجل radish cotyledons أن تخليق ريدكتيز النترات nitrate reductase قد زاد معدله بزيادة شدة الاضاءة. ويعتقد بعض الباحثين (30) أن إحتياج الضوء لا يعكس إلاّ الإحتياج لبناء ضوئى فعال active photosynthesis لتخليق هذا الانزيم. لقد دعم هذا الافتراض عن طريق اكتشاف أن أوراق نبات البيريلا Perilla التى تحتوى على النترات، عندما تعرض للضوء فى جو خال من ثانى اكسيد الكربون، لم يكتشف تكون ريدكتيز النترات (30). يمكن أن يحث نشاط تكون ريدكتيز النترات فى الظلام وذلك فى أوراق الشعير barley الخضراء المزودة بالنترات ولكن الانزيم يبدأ فى الاختفاء بعد 12 ساعة تقريبا من الظلام (55). ويعنى هذا بأن دور الضوء فى حث تولد ريدكتيز النترات ينحصر فى تزويد العملية بمركب البناء الضوئى اللازم لتوليد الطاقة (5). لقد أبرز كل من ترافيس Travis وكى (56) Key مايدعم هذه الفكرة من زيادة نشاط ريدكتيز النترات فى المجموع



شكل 16-3 : تأثير النترات على مستوى ريدكتيز النترات في بادرات الذرة maize seedlings ● = طرف الجذر، ○ = الجذر الناضج (مخلفات الجذر الابتدائى) ▲= scutellum.

الخضرى لنبات الذرة التى يتروح عمرها من 3 أيام الى 8 أيام انبتت فى الظلام وزودت بالجلوكوز خارجياً exogenously . ويكشف هذا البحث عن أن منظومة الصبغات الأولى pigment system 1 هى وحدها من بين صبغات البناء الضوئى اللازمة لاختزال النترات (46).

وجد الباحثان بولسين وهاربر Paulsen and Harper (40) أن بادرات القمح wheat seedlings (triticum aestivum) التى افتقرت الى الكالسيوم، قد راكمت كميات كبيرة بصورة غير عادية من النتريت، التى تسببت بدورها فى تثبيط تخليق ريدكتيز النترات. ولذلك اقترحا أن مراكمة النتريت لم تكن بسبب أى تأثير لنقص الكالسيوم على ريدكتيز النتريت، ولكن نتيجة لتثبيط النقل بين الخلايا inhibition of intracellular transport للنتريت من جراء الشح المذكور. إن ريدكتيز النتريت على عكس ريدكتيز النترات الذى يتمركز فى السيتوبلازم – فيوجد فى البلاستيدات الخضراء (43). ويكون الكالسيوم عاملاً ضرورياً للتكامل التركيبى structural integrity وللأداء الوظيفى functional performance لأغشية خلية النبات (14). وبأخذ تمركز ريدكتيز النتريت وتأثير الكالسيوم على أغشية خلايا النبات، بعين الاعتبار، يمكننا الخروج بفرضية أن تكون الحركة البينية للنتريت بين الخلايا والى البلاستيدات الخضراء معرضة للتثبيط فى النباتات شحيحة الكالسيوم. وربما يتسبب هذا فى مراكمة النتريت فى السيتوبلازم، ويؤدى هذا بدوره الى تثبيط تخليق ريدكتيز النترات.

لقد تمكن الباحثون من عزل ريدكتيزات النتريت nitrite reductases سواء من أنسجة كلوروفيلية – حيث تتعايش فى البلاستيدات الخضراء – أم من أنسجة لا تقوم بالبناء الضوئى، مثل جذور الطماطم والشعير وقصعة (حرشفة) الذرة corn scutella (10، 43، 45). ويمكن لريدكتيزات النتريت الموجودة في البلاستيدات الخضراء استخدام الفيريدوكسين المختزل NADH ferredoxin أو NADPH بوصفهما مانحى الكترونات electron donors، بينما لا تستطيع ريدكتيزات النتريت الموجودة فى الأنسجة التى لا تقوم بالبناء الضوئى أن تقبل مباشرة الالكترونات من نيوكليوتيدات البيريدين pyridine nucleotides المختزلة

(10). وعلى العكس من ذلك فإن ريدكتيزات النتريت nitrite reductases من الكائنات التى لا تقوم بالبناء الضوئى، مثل النيروسبورا Neurospora والـ Escherichia coli، فيمكن أن تتقبل مباشرة إلكترونات من نيوكليوتيدات البيريدين السابق إختزاله reduced pyridine nucleotides؛ ومن هنا نجدها مشابهة لريدكتيزات النتريت من البلاستيدات الخضراء (31،43). ويبدوا أيضا أن الـ ATP والنحاس أو الحديد أو كلاهما يدخلان فى نشاط ريدكتيز النتريت.

وخلاصة لما تقدم، فإن ريدكتيز النترات هو فلافوبروتين (بروتين فلافونى) معدنى metalloflavoprotein يساعد على اختزال النترات. ويدخل فى هذا الاختزال إنتقال على مراحل للالكترونات من نيوكليوتيد البيريدين المختزل reduced pyridine nucleotide الى النترات. ويقوم كل من الـ FAD والموليبدينوم بدور حاملين وسيطين للالكترونات intermediate electron carriers. وريدكتيز النترات nitrate reductase هو انزيم مستحث يتطلب بجانب النترات وجود الضوء وثانى اكسيد الكربون والكالسيوم من أجل استحثاثه. وريدكتيز النتريت nitrite reductase، وهو أيضا فلافوبروتين (بروتين فلافونى) معدنى، يساعد على إختزال النتريت الى أمونيا. أما المركبات البينية – بين النتريت والأمونيا، فهى ليست حرة، ولكن يعتقد مرتبطة بريدكتيز النتريت. والفيرريدوكسين المختزل reduced ferredoxine أو نيوكليوتيد البيريدين المختزل reduced pyridine nucleotide، فيقومان بدور مانحى (واهبى) الالكترونات الى ريدكتيز النتريت، ويبدو أن الـ ATP ضرورى لهذا النشاط.

النتروجين العضوى Organic nitrogen

تستطيع العديد من النباتات استخدام النتروجين العضوى وغير العضوى على حد سواء بوصفه مصدراً لنتروجين النمو. إن الكثير من الأحماض الأمينية وكذلك الأميدات amides سوف توفر النتروجين المتاح لنمو النبات. كما وأن اليوريا urea توفر أيضا مصدراً مناسبا للنتروجين العضوى. ومع وجود بعض الاستثناءات الطفيفة، فهذه المركبات هى مركبات النتروجين العضوى الوحيدة

القادرة على اتاحة النتروجين بالكميات المطلوبة للنمو الطبيعى للنبات. أن الكثير من نتروجين التربة مرتبط فى شكل عضوى، كبروتينات بصورة رئيسية. يطلق تحلل البروتينات أحماضاً أمينية حرّة، التي يمكن إما أن تتأكسد محررة بذلك نتروجينها في صورة أمونيا تتأكسد فى العادة بدورها الى نترات قبل إمتصاصها من قبل النبات، أو أن تستخدم الأحماض الأمينية مباشرة من قبل النبات. تستطيع العديد من الكائنات الدقيقة microorganisms فى التربة أن تقوم بسهولة بتمثيل الأحماض الأمينية، ومن ثم تتنافس مع النباتات الراقية على هذا المصدر من النتروجين.

إن تمثيل النباتات السليمة للأحماض الأمينية لم تحز إلاّ على اهتمام ضئيل. ورغماً عن ذلك فقد أجريت العديد من الأبحاث تناولت تمثيل الأحماض الأمينية بواسطة أنسجة نبات نمت فى مستنبتات معقمة aseptic cultures. لقد أوضح أحد البحوث المبكرة التى أجراها وايت White (66) أن هناك أحماض أمينية معينة تستطيع أن تقوم بدور مصادر النتروجين اللازم لنمو جذور الطماطم المقطوعة. وأعقب هذا البحث الرائد عديد من الأبحاث التى استعرضت استخدام العديد من أنسجة النبات للأحماض الأمينية.

إن استخدام الأوراق لليوريا foliar application of urea قد أثبتت أنه طريقة فعالة للغاية للتخفيف من نقص النتروجين فى العديد من النباتات (29،65). ويعتقد أن الخطوة الأولى فى الانتفاع بنتروجين اليوريا هى التحلل المائى hydrolysis السريع لليوريا بواسطة انزيم اليوريز urease الذى ينتج الأمونيا وثانى اكسيد الكربون (37).

$$NH_2-\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C}-NH_2$$

لقد دعم هذا الاستنتاج، البحث الذى قام به ويبستر وآخرون Webster et al

$$NH_2-\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C}-NH_2 \xrightarrow{\text{إنزيم اليوريز}} 2NH_3 + CO_2$$

(65). لقد حضنوا incubated أوراق فتية لنبات الفاصوليا bean مع يوريا معلمة الكربون ^{14}C $(NH_2-{}^{14}C(=O)-NH_2)$ وكربونات الصوديوم الهيدروجينية معلمة الكربون $^{14}C(NaH^{14}CO_3)$، ومن ثم وجدوا أن كربون كل من اليوريا وكربونات الصوديوم كان لهما نفس نماذج المشاركة فى الاحماض الأمينية. ويوحى هذا بقوة بحدوث تحلل مائى لليوريا إلى أمونيا وثانى أكسيد الكربون قبل أن يدخل نتروجينها فى المركبات العضوية للنبات.

إن النمط المذكور للانتفاع بنتروجين اليوريا لم يفز بعد باجماع القبول. فعلى سبيل المثال لم يتمكن الباحثون من الكشف على انزيم اليوريز urease فى أى من انواع الكلوريللا chlorella pyrenoidosa أو chlorella ellipsoidea (26، 61). ولذلك اقترح العديد من الباحثين بأن اليوريا يمكن فى بعض الحالات أن يجرى تمثيلها مباشرة دون مرورها بعملية تحلل مائى hydrolysis الى أمونيا وثانى اكسيد الكربون. ويعتبر أحد المسارات المحتملة لاتحاد جزىء اليوريا السليم incorporation of the intacturea molecule، هو تكثفه condensation مع الأورنيثين ornithine (أحد الأحماض الأمينية) لتكوين الحامض الأمينى – أرجينين – arginine (9، 26، 61). ورغما عن ذلك، لايزال مسار اتحاد اليوريا هذا يحتاج الى شواهد مقنعة للبرهنة على صحته.

النتروجين الجزيئى Molecular nitrogen

لايزال النتروجين الموجود فى الهواء الجوى فى شكله الجزيئى هو اكبر مصادر النتروجين فى كوكبنا الأرضى. ولكن بعض النباتات القليلة فقط هى التى تستطيع تمثيل assimilating أو «تثبيت fixing» هذا النتروجين ذى المصدر الذى لا ينضب، وكل هذه النباتات تدخل ضمن أشكال دنيا من النباتات مثل مجموعات معينة من البكتريا والطحالب الخضراء المزرقة bacteria and blue green algae. وعلى الرغم من عدم مقدرة النباتات الراقية على الانتفاع مباشرة بالنتروجين الجزيئى، إلاّ أن بعضها قادر على الانتفاع بالنتروجين الغازى بصورة غير مباشرة عبر وساطة الأحياء الدقيقة التى تقطن التربة. ويسمى الانتفاع

المباشر بالنتروجين الجزيئى - التثبيت اللاتكافلى للنتروجين asymbiotic nitrogen fixation، كما يسمى الانتفاع غير المباشر بالنتروجين الجزيئى بالتثبيت التكافلى للنتروجين symbiotic fixation وسوف نناقش الصنفين المذكورين بالترتيب.

التثبيت اللاتكافلى للنتروجين Asymbiotic nitrogen fixation تم الوقوف على تثبيت الكائنات الحية للنتروجين فى النصف الثانى من القرن التاسع عشر. فلقد استطاع العالم جودين Jodin عام 1862 من التحقق من حدوث نقص فى نتروجين الهواء الجوى وأكسجينه فى منظومة مغلقة حوت محلول غير معقم، زودت بمصدر للكربون. كما استعرض العالم بيرثيلوت Berthelot أن محتوى النتروجين المثبت من عينات غير معقمة من التربة يمكن أن تظهر التحاليل الكيميائية زيادته خلال فترة زمنية محددة. غير أن فضل ابراز أن للكائنات الحية دوراً فى تثبيت النتروجين يرجع بحق الى العالم فينوغرادسكى Winogradsky الذى تمكن عام 1894 من عزل البكتريا اللاهوائية القادرة على تثبيت النتروجين nitrogen- fixing anaerobic bacterium هو الكلوستريديوم clostridium pastorianum.

وسرعان ما أعقب عزل العالم فينوغرادسكى لبكتريا الكلوستريديوم C. pastorianum، عزل كائنين حيين آخرين اكثر أهمية فى تثبيت النتروجين، عام 1901، من قبل العالم بييجيرينك Beijerinck وعلى النقيض من البكتريا اللاهوائية C. pastorianum، فإن نوعى البكتريا اللذين عزلهما بييجيرينسك - هى البكتريا الآزوتية azotobacter chroococcum، و البكتريا الازوتية - azotobacter agile وهما من النوع الهوائى anaerobic. ومنذ ذلك الوقت تم الكشف عن العديد من أنواع البكتريا المثبتة للنتروجين وكلها من جنس الأزوتية - azotobacter. وعلينا أن نقول هنا أن النتروجين الحر يمكن تثبيته أيضا من قبل عدد كبير من الطحالب الخضراء المزرقة blue- green algae. وسوف نناقش بايجاز متطلبات وتثبيط تثبيت النتروجين الجزيئى وكميائياته الحيوية.

آ - الظروف المحيطية Environmental conditions

علاوة على تلك الظروف البيئية المحيطة والضرورية لضمان نمو طيب، ليس

لعملية تثبيت النتروجين أية متطلبات خاصة يجب أن توفرها الكائنات. وربما يكون الاستثناء الوحيد من ذلك فى الكميات التى يجب توفرها من العناصر المعدنية من أجل قيام تثبيت النتروجين بأعلى كفاءة ممكنة. لقد تثبت الكثير من الباحثين من أن عناصر الموليبدينوم والحديد والكالسيوم مطلوبة بكميات أعلى فى حالة استخدام النتروجين الجزيئى من الكميات المطلوبة فى حالة نتروجين الأمونيا، مما يوحي باشتراكها فى عملية تثبيت النتروجين. يوضح الشكل (16-4) والجدول (16-1) تأثير مختلف تراكيز هذه العناصر على نمو بكتيريا الأزوت azotobacter vinelandii.

لقد أنفرد الموليبدينوم بأكبر قدر من أبحاث دراسة متطلبات عملية تثبيت النتروجين للمستويات الأعلى من تواجد عناصر الموليبدينوم والحديد والكالسيوم. ولقد أشار الباحث ويلسون Wilson (69) الى أن المتطلبات من الموليبدينوم قد حددت لكل كائن من الكائنات الحية المثبتة للنتروجين والتى أجريت عليها الدراسة.

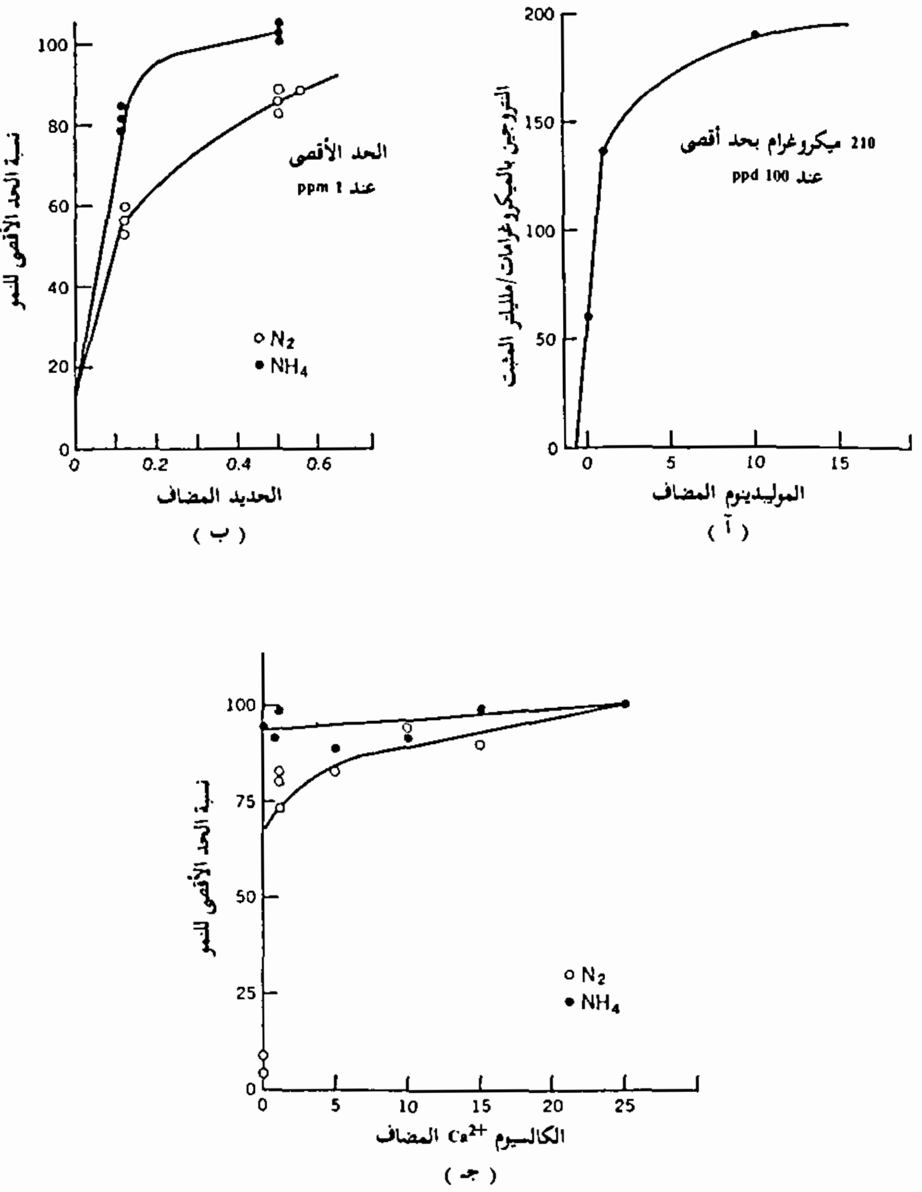
ب ـ تثبيط تثبيت النتروجين Inhibition of nitrogen fixation

يمكن تقسيم عملية تثبيط تثبيت النتروجين للسهولة الى ثلاثة أقسام عامة هى:

(1) تثبيط التحولات الغذائية الخلوية ـ inhibition of cellular metabolism
(2) التثبيط مع النتروجين الجزيئى ـ inhibition with molecular nitrogen
(3) التثبيط مع النتروجين المتحد ـ inhibition with combined nitrogen

جدول 1-16 : المتطلبات من الموليبدينوم لتثبيت النتروجين الجزيئى فى البكتريا الآزوتية Azotobacter vinelandii. أعطيت كل القيم بوحدات الميكروغرام μg من النتروجين المثبت لكل ملليمتر من طول النبات.

رقم التجربة	N_2 بوجود الموليبدينوم MO	N_2 في غياب الموليبدينوم MO	NH_4^- بوجود الموليبدينوم MO	NH_4^- في غياب الموليبدينوم MO
1	205	50	201	200
2	212	58	279	301



شكل 4-16 : تأثير (آ) الموليبدينوم Mo ، (ب) الحديد Fe^{3+} ، (جـ) الكالسيوم Ca^{2+} ، على نمو البكتيريا الآزوتية Azotobacter Vinelandii لاحظ أن عناصر الموليبدينوم، والحديد، والكالسيوم تكون مطلوبة بكميات أعلى في حالة استعمال النتروجين الجزيئي، عن كمياتها المطلوبة في حالة نتروجين الأمونيا.

حيث يصاحب النمو السليم للنبات باجراء تثبيت النتروجين، لا يصبح من الأمور المستغربة أن تكون مثبطات التحولات الغذائية الخلوية، مثبطة لتثبيت النتروجين فى نفس الوقت. والحالة الخاصة هنا هى لأول اكسيد الكربون carbon (CO) monoxide، وهو مثبط للتنفس. وعلى ما يبدو أن تثبيت النتروجين اكثر حساسية لسمية أول اكسيد الكربون غير ما هو الحال فى التنفس (70). وتوحى هذه الملاحظة باحتمال أن يثبط أول اكسيد الكربون عملية تثبيت النتروجين بصورة مباشرة اكثر من التأثير غير المباشر له من خلال التنفس.

وعلى العكس من حالة أول اكسيد الكربون، فإن الهيدروجين الجزيئى يقوم بدور مثبط خاص لعملية تثبيت النتروجين. ونعني من هذا أن تثبيطه يلاحظ فقط عندما يكون النتروجين الجزيئى هو المصدر الأوحد للنتروجين، وليس عندما تتوفر مصادره الأخرى بشكل النتروجين المتحد (71،72). هناك تفسيران مقترحان لهذا التثبيط: (1) ربما يتنافس الهيدروجين والنتروجين فيزيائياً على الاستحواذ على موقع فعال واحد على سطح أحد الانزيمات الداخلة فى تثبيت النتروجين أو (2) ربما يتعلق التثبيط الحادث الى عمل انزيم الهيدروجينيز hydrogenase فى عملية تثبيت النتروجين.

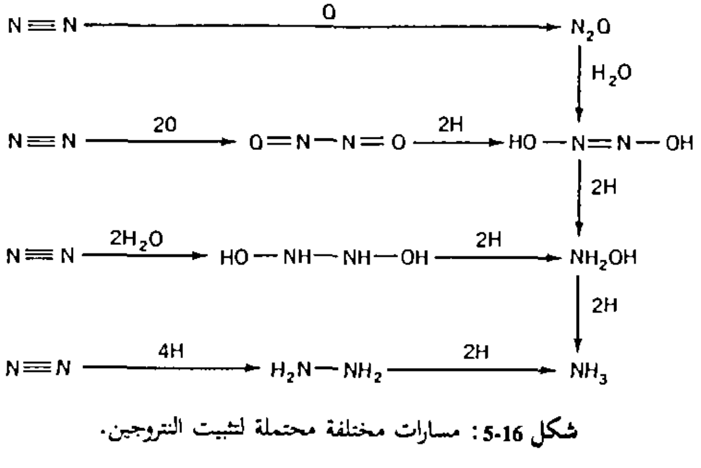
لقد تحصل التفسير الثانى على الاهتمام الأكبر، حيث أن هناك الكثير من الشواهد غير المباشرة والتى تربط بين الهيدروجينيز - وهو انزيم يستخدم الهيدروجين الجزيئى كمادة أولية - وبين عملية تثبيت النتروجين. فمثلاً يزيد محتوى الهيدروجينيز فى بكتريا الأزوت azotobacter وفى Rhodospirillum، زيادة مرموقة عندما تغذى هذه الكائنات بالنتروجين الجزيئى بدلاً من النتروجين المتحد (21،32). عندما ينقل طحلب Chlorella pyrenoidosa الى جو من الهيدروجين، سرعان ما تكون هيدروجينيز فعال active hydrogenase (48،49). إن وساطة هذا الانزيم فى إختزال النتريت قد استعرض فى طحلب الكلوريللا Chlorella (48).

عموماً يثبط تثبيت النتروجين بواسطة الأمونيا أو المركبات التى يسهل تحولها الى أمونيا، مثل النترات والنتريت. ولا تتعارض هذه المركبات مع آلية تثبيت النتروجين ولكن الذى يحدث هو مجرد تفضيلها على النتروجين الجزيئى

بوصفها مصادر للنتروجين. وبقول آخر إذا ماحضر كل من النتروجين الجزيئى والنتروجين المتحد، فسوف يستخدم النتروجين المتحد بالتفضيل عن النتروجين الغازى. ورغماً عن هذا فربما يستخدم شكلا تواجد النتروجين جنباً الى جنب، وهذا ما يحدث على وجه العموم.

جـ ـ مسار تثبيت النتروجين pathway of mitrogen fixation

لايزال مانعرفه عن مسار تثبيت النتروجين قليلاً. ومع ذلك فقد أوضحت التجارب التى استخدم فيها النتروجين المشع ^{15}N بما لا يدع مجالاً للشك أن للأمونيا موقعا هاما فى هذا المسار. والصعوبة تكمن فى الاجابة عن السؤال حول ما هى المركبات البينية الموجودة على طول المسار بين النتروجين الجزيئى وبين الأمونيا. لقد أشار ويبستر Webster (64) الى أن الخطوة الأولى لتثبيت النتروجين ربما تكون اكسدة، أو إختزال، أو التحلل المائى hydrolysis، التى تجرى على جزىء النتروجين. ربما تؤدى اكسدة النتروجين الى أوكسيد النتروز nitrous oxide (الغاز المضحك N_2O) أو الى ثانى اكسيد النتروز nitrous dioxide (N_2O_2)؛ ويمكن أن تؤدى عملية الاختزال الى الهيدرازين hydrazine ($H_2N—NH_2$)؛ كما يمكن أن يؤدى التحلل المائى الى (HO—NH—NH—OH) كنتاج بينى. وبغض النظر عن ماهية التفاعل الابتدائى، اكسدة، أو اختزال، أو تحلل مائى لجزىء النتروجين،

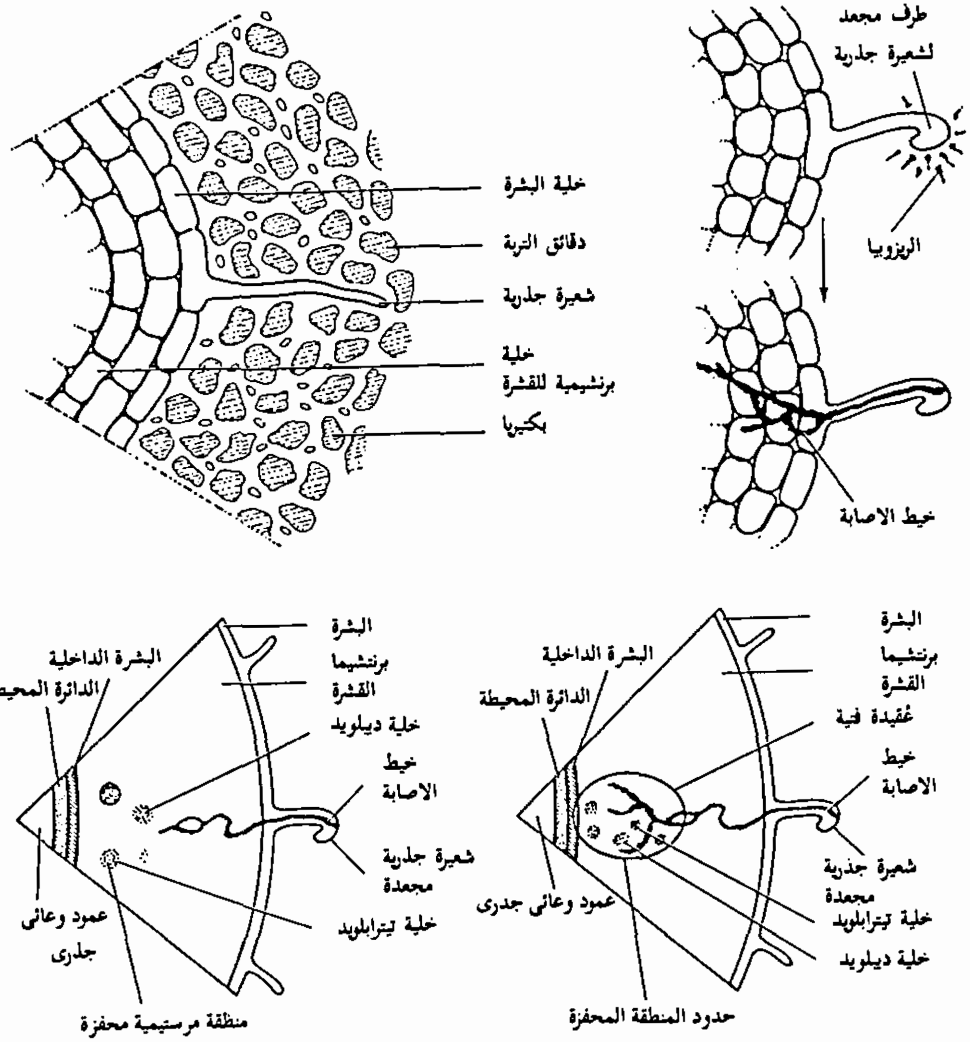


شكل 5-16: مسارات مختلفة محتملة لتثبيت النتروجين.

فلقد أوضحت غالبية الدراسات أن النواتج البينية المتكونة سرعان ماتختزل بالكامل الى مستوى الأمونيا قبل دخولها الى منظومة التحول الغذائى metabolic system (شكل 16-5).

التثبيت التكافلى للنتروجين: Symbiotic nitrogen fixation هناك مجموعة كبيرة من النباتات ـ البقولية legumes، تستطيع تثبيت النتروجين الجوى من خلال مشاركات تكافلية symbiotic associations تجرى مع بكتريا التربة جنس الرايزوبيوم genus Rhizobium. لا يستطيع أى من الكائنين الحيين تثبيت النتروجين منفرداً. ويكون الموقع الفعلى لتثبيت النتروجين هو العقيدات nodules التى تتكون على جذور النبات البقولى كنتيجة لتغلغل الرايزوبيوم Rhizobium (شكل 16-6).

وبغض النظر عن التثبيت التكافلى للنتروجين، فإن تغلغل هذه البكتريا وما ينتج عنها من تحفيز نمو الخلايا الجذرية تعتبر من المسائل التى تسترعى الاهتمام لهذه المشاركة. إن تراكم بكتريا التربة بالقرب من جذور النبات، وخصوصاً جذور النباتات البقولية قد لوحظ كثيراً. والأرجح أن يحدث هذا بسبب افراز جذور النبات لعوامل معينة مشجعة لنمو البكتريا فى التربة. وهنا يكون أمام البكتريا إما أن تتغلغل الجذر الرخو نسبياً عند طرف شعيراته، أو أن تغزو الشعيرات الجذرية المحطمة أو المقطوعة، ومنها تتقدم فى صورة «خيط للاصابة infection thread»، عبر نسيج القشرة cortex tissue الى المنطقة الملاصقة للقشرة الداخلية endodermis والدائرة (المنطقة) المحيطة pericycle. يكون أنقسام الخلايا هائلاً فى هذه المنطقة، ومن ثمن تنمو العُقيدة nodule بسرعة، مخترقة طريقها الى سطح الجذر. من أحد المشاهدات المرموقة التى لاحظها لأول مرة عام 1938 الباحثان ويف وكوبر Wipf and Cooper (73)، هى أن خلايا العقيدة تضاعف من عدد كروموسوماتها بالمقارنة بالعدد الموجود فى الخلايا الجسمية somatic cells الطبيعية فى النبات كما أظهر ويف وكوبر فى دراسة لاحقة أجرياها على تكون العقيدات فى نبات البازلاء pea، ونبات الجلبان vetch (74)، أن النجاح فى تكوين العقيدات يحدث فقط عندما تغزو بكتريا



شكل 6-16 : تغلغل الـ Rhizobia إلى شعيرات الجذر في نبات بقولي. لاحظ أن الشعيرة الجذرية تتجعد عند طرفها، ومن ثم يتكون خيط الاصابة infection thread ، وأخيراً تتكون العُقَيْدة nodule .

العقيدات الجذرية، خلاياه الحاوية لضعف عدد الكروموسومات الموجودة فى الخلايا الجسمية somatic cells الطبيعية. وتتحفز هذه الخلايا وتدخل فى النشاط المرستيمى من جراء غزوها بالبكتريا ومن ثم تكون عُقيدات. وإذا لم يكن هناك خلايا لها ضعف عدد الكروموسومات فى المنطقة التى إخترقها خيط الاصابة

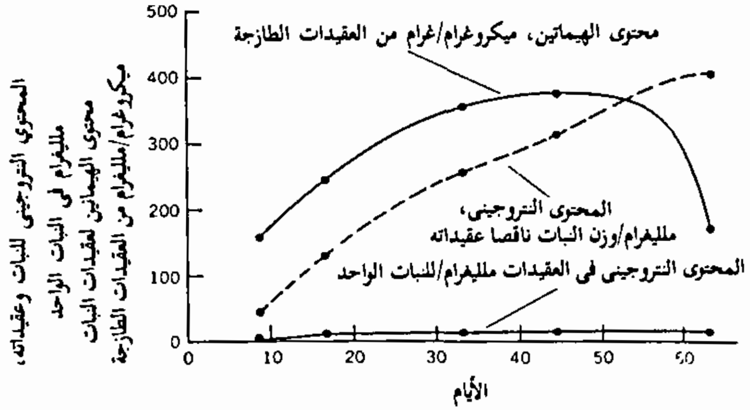
شكل 7-16 : صورة مأخوذة بالمجهر الالكترونى، توضح شعيرة جذرية لنبات النفل Clover—
(Trifolium glomeratum)، مع خلايا بكتريا rhizobium ومادّة أخرى معينة على السطح.

الى الجذر، فلن تتكون أية عُقيدات. يوضح الشكل (7-16) صورة أخذت بالمجهر الالكترونى لجذور نبات النفل clover أصيب بالرايزوبيوم Rhizobium.

لايزال العامل، أو العوامل، التى تسبب فيض النمو فى الخلايا المكونة للعقيدات nodules، مجهولاً حتى الآن. لقد قادت حقيقة أن بكتريا الرايزوبيوم Rhizobium معروفة بأنها تنتج الهرمون النباتى إندول الحامض الأسيتى (IAA) indole acitic caid، قادت الباحث ثيمان Thimann (52) الى أن يقترح أن تكون هى مادة التحفيز stimulant. ولم تلق هذه النظرية الاّ القليل من القبول، أساساً

بسبب حقيقة أن العديد من الكائنات الحية الدقيقة التى تعيش فى التربة تستطيع هى الأخرى انتاج الـ (IAA)، ولكنها عاجزة عن التسبب فى تكوين العقيدات. غير أن الباحثين تانر وأندرسون Tanner & Anderson (51) قد قاما ببحث يعضد نظرية الـ (IAA). لذا إقترحا أن التثبيط المعروف لتكوين العقيدات بسبب تواجد النتروجين المتحد combined nitrogen ربما يكون سببه الجزئى هو تأثير النتروجين المتحد فى الاقلال من تكون بكتريا الرايزوبيوم Rhizobium للـ (IAA).

(آ) **هيموجلوبين العقيدات: Hemoglobin of nodules** : يكشف التحليل الدقيق لعقيدات الجذر عن وجود صبغة حمراء red pigment، تتشابه كثيراً فى خصائصها مع هيموجلوبين خلايا الدم الحمراء hemoglobin of red blood cells. تسمى الصبغة الحمراء الموجودة فى العقيدات الليغيموجلوبين - leghemoglobin، ويبدو أنها ناتجة عن مجمع البكتريا والنبات البقولى Rhizobium-legume complex ، حيث لا توجد هذه الصبغة فى أى من الكائنين إذا ما استنبتا منفصلين (3). لقد أوحت المعطيات المستنتجة عن دراسات العديد من الباحثين بما يشبه اليقين الى أن يكون الليغيموجلوبين له دخل فى تثبيت النتروجين. وحقيقة كون العقيدات التى تفتقر الى الليغيموجلوبين فاقدة القدرة عل تثبيت النتروجين، وحقيقة ماكشفت عنه العديد من الأبحاث من وجود علاقة تربط بين نسبة تركيز الليغيموجلوبين وبين معدل تثبيت النتروجين (59)، تؤديان حتما الى استنتاج ما لليغهيموجلوبين من شأن كبير فى التثبيت التكافلى للنتروجين. يوضح الشكل (16-8) التوافق بين محتوى الليغهيموجلوبين والمحتوى النتروجينى خلال مراحل مختلفة من نمو نبات فول الصويا soybean وعلى الرغم من أن دور الليغهيموجلوبين الذى يلعبه فى تثبيت النتروجين لم يكشف عنه بعد، إلاّ أنه قد اقترح أنه يقوم بوظيفة الحفاظ على الشد القليل للأوكسجين الضرورى لتثبيت النتروجين. وأيضا بسبب حبه الشديد للأوكسجين، فإنه يسمح للأخير بالوصول بسرعة الى بكتيريا العقيدات، حتى وإن كان مستوى الأوكسجين الحر منخفضاً للغاية (22).



شكل 8-16 : المحتوى النتروجينى للنبات، والمحتوى الهيماتينى للعقيدات، في مراحل مختلفة من نمو نبات فول الصويا soya bean.

(ب) الكيمياء الحيوية للتثبيت التكافلي للنتروجين Biochemistry of symbiotic nitrogen fixation : لم يكتمل بعد تحديد الكيمياء الحيوية للتثبيت التكافلى للنتروجين. ومع ذلك فقد وجد أن إختزال النتروجين الى أمونيا يشجع من خلال وجود مجمع انزيمى، يسمى جماعياً بالنتروجينيز nitrogenase (41،42). كما يبدو أيضا أن العناصر الغذائية النادرة (الدقيقة) micronutrients، مثل الحديد، والكوبلت والموليبدينوم تعتبر عناصر أساسية فى ذلك. ويستدل على المطلوب من عنصر الحديد بوجوده فى الليغهيموجلوبين – وهو أساسى فى عملية التثبيت التكافلى للنتروجين. أما الكوبلت فيعتبر عنصراً مكونا أساسيا لفيتامين B_{12} – وهو مركب محتمل مشاركته فى تكوين الليغهيموجلوبين. لقد استعرضت المتطلبات من الكوبلت فقط فى النباتات القادرة على تثبيت النتروجين الجزيئى (16). ومن الشيق أيضا ملاحظة أنه إذا ماتوفر النتروجين المتحد combined nitrogen (فى صورة نترات أو أمونيا مثلا) للمنظومة البقولية للتثبيت التكافلى للنتروجين nitrogen- fixing legume symbiotic system، تختفى تماما المتطلبات لوجود الكوبلت (1،2). ومن الواضح أن للموليبدينوم وظيفة الانزيم المساعد coenzyme، الذى يقوم بدور مستلم الالكترون electron acceptor، ومانح donor على التوالى فى تفاعل إختزال النتروجين الى أمونيا.

(جـ) نقل النتروجين المثبت الى النبات المضيف transfer of fixed nitrogen to the host plant على الرغم من بعض الغموض الذى يحيط بالكيفية التى ينتقل بها النتروجين المثبت تكافليا – من العقيدة nodule الى النبات المضيف host plant، إلاّ أنه يعتقد عموماً أنه إما أن يحدث تحلل lysis لخلايا البكتيريا، محررة بذلك مركبات نتروجينية قابلة للذوبان فى سيتوبلازم خلية الجذر، أو أن تفرز خلايا البكتيريا نواتج نتروجنينة قابلة للذوبان فى سيتوبلازم الخلايا الجذرية. ومن الصعوبة بمكان التأكد من صحة أى من النظريتين، أو من إحتمال تحقق النظريتين معاً. ومهما كانت طريقة تحرير النتروجين المثبت، فالمؤكد هو كفاءة إنتقال هذا النتروجين وذلك عبر التفاضل الواقع فى الأنسجة الوعائية الرابطة بين العقيدة nodule وبين الاشرطة الوعائية vascular strands الموجودة فى النبات المضيف host plant.

لقد وجد الباحث باناث وآخرون Banath et al (6) من خلال دراسة أجروها على تأثير نقص الكالسيوم على التثبيت التكافلى للنتروجين فى النبات البقولى Trifolium subterraneum ، أنه من نتائج نقص الكالسيوم نقص الامداد بالنتروجين المثبت الذى يصل الى اعضاء النبات. وحيث لم يتأثر وزن العقيدات بالكالسيوم، وأن نسبة تركيز النتروجين بهذه العقيدات قد انخفضت بعض الشيء، فإن تثبيط تداول النتروجين المثبت بين داخل الخلايا وخارجها extracellular & intercellular بسبب شح الكالسيوم قد اتضح من خلال الدراسة، التى أوصلت الباحثين الى إقتراح أن يكون شح الكالسيوم قد أعاق معدل إختزال النتروجين فى العقيدات، ومن الجائز أن هذا جرى من خلال تأثير ما إما على بنيتها (أى العقيدات) أو على تحولاتها الغذائية.

النتروجين القابل التحويل فى التربة Nitrogen converters in the soil

ربما يحدث تأكسد الأمونيا الى نترات فى التربة من خلال وساطة مجموعتين من البكتيريا: النتروسوموناس Nitrosomonas وبكتيريا النتروجينى Nitrobacter. ويتم التحصل على الطاقة اللازمة لنمو هذه الكائنات من خلال

اكسدة الأمونيا أو النتريت. وبقول آخر فإن النتروسوموناس وبكتريا النتروجين nitrobacter تعتبران من البكتريا ذاتية التغذية autotrophic bacteria، التى تتطلب مواد غير عضوية فقط لنموها. ومع وجود فارق رئيسى واحد، يتشابه هذا النوع من النمو مع النمو الحادث فى النباتات الخضراء. ففى النباتات الخضراء يزود الضوء النبات بالطاقة الضرورية لنموه، بينما تتولى اكسدة الأمونيا أو النتريت تزويد بكتيريا التثبيت التكافلى للنتروجين بالطاقة اللازمة. لقد تمكن العالم فينوغرادسكى Winogradsky عام 1891 من عزل كل من نوعى الكائنات الحية المذكورين. ولقد تمكن من تبيان مقدرة النتروسوموناس Nitrosomonas على تحويل الأمونيا الى النتريت وحده، أما النتروبكتريا (بكتريا النتروجين) nitrobacter فمطلوبة لمتابعة تحويل النتريت الى نترات. وتسمى عملية تحويل الأمونيا الى نتريت ثم الى نترات بعملية النترجة — nitrification

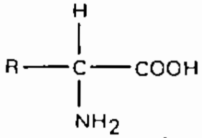
$$NH_4^+ \xrightarrow{\text{نتروسوموناس}} NO_2^- \xrightarrow{\text{بكتيريا النتروجين}} NO_3^-$$

كما يجرى تحويل النترات الى أوكسيد النتروز nitrous oxide (الغاز المضحك) (N_2O) والنتروجين الغازى، أيضا من خلال وساطة العديد من أنواع الكائنات الحية فى التربة. وتسمى هذه بعملية فصل النتروجين denitrification. إن عملية فصل النتروجين، التى تنتهى بتحرر غاز النتروجين الى الجو، فتتم دورة النتروجين المعقدة فى الطبيعة. أن كميات صغيرة من النتروجين المثبت تصل الى التربة من اكاسيد النتروجين الناتجة كهربائياً، والتى تعود اليها من الغلاف الجوى مع الأمطار والسيول. وتنال التربة أيضا مقادير اكبر من ذلك بكثير من النتروجين المثبت بواسطة الكائنات الحية المثبتة للنتروجين الجزيئى. يمتص النبات النتروجين المثبت، ومن ثم يجرى تحويله الى العديد من المركبات النتروجينيةالعضوية فى النبات. ويساهم هذا النتروجين العضوى أيضاً فى سد إحتياجات الحيوانات، التى لا تستطيع تحويل النتروجين غير العضوى الى نتروجين عضوى، ومن ثم يكون لزاما عليها أن تضمن غذاءها مركبات النتروجين العضوى اللازمة لها. ونتيجة لموت الحيونات والنباتات يعود جزء من النتروجين العضوى من أجسامها الى التربة، حيث يجرى إنتاج الأمونيا من خلال

التفسخ الميكروبى microbial decomposition . وسرعان ماتتحول الأمونيا إلى نترات عبر عملية النترجة nitrification . ومن ثم تصبح النترات متاحة مباشرة للنبات أو تتحول الى غاز النتروجين من خلال عملية فصل النتروجين denitrification . يوضح الشكل (9-16) تخطيطا لهذه الدورة.

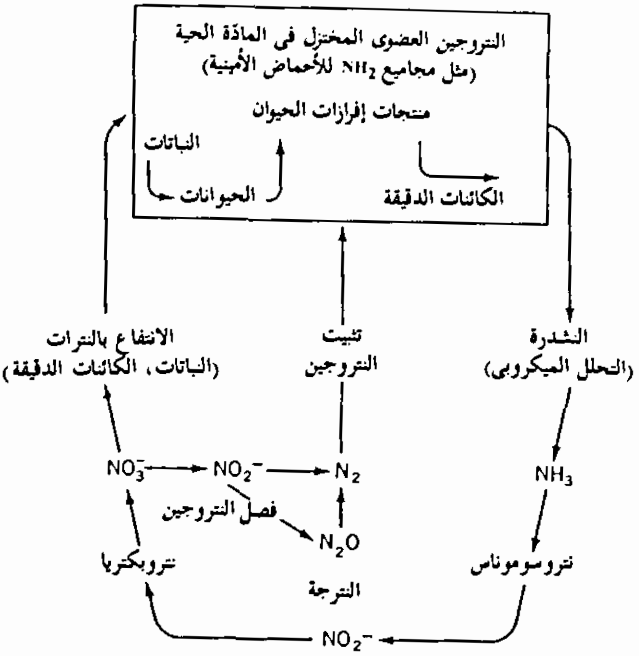
الأحماض الأمينية والأميدات Amino acids and Amides

تعتبر البروتينات مكونات مشتركة لحياة النبات والحيوان. والبروتين هو جزىء كبير له وزن جزيئى عال، ويتألف من عناصر الكربون، والهيدروجين، والأوكسجين والنتروجين، والكبريت فيما عدا بعض الاستثناءات. يكشف التحلل المائى الحامضى لجزىء البروتين عن أنه يتكون من وحدات متكررة أصغر، تسمى الأحماض الأمينية amino acids . وباستثناء حامضين أمينيين ثانويين، فإن الأحماض الأمينية الموجودة فى البروتين لها البنية العامة التالية:



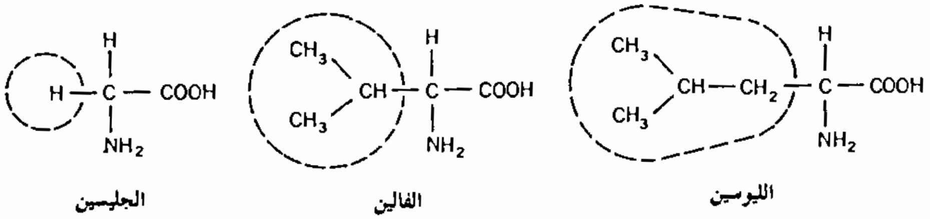
يمثل هذا التركيب حامض أمينى أولى، وفيه المجموعة الأمينية amino ($-NH_2$) group متصلة بالكربون (كربون ألفا α- carbon)، الملاصق لمجموعة الكربوكسيل ($—COOH$) carboxyle group أما الاختلافات الذاتية الموجودة بين الأحماض الأمينية الأولية فتقوم فى مجموعة R ، التى يمكن أن تتباين من حامض أمينى للحامض الذى يليه. وعلى سبيل المثال، فإن الأحماض الأمينية الثلاثة، الجليسين – glycine ، والفالين – valine ، والليوسين – leucine تختلف فى مجموعة الـ R لكل منها. نورد فيما يلى بنية كل من هذه الأحماض مع تعليم مجموعة R بدائرة لكل منها.

إن الأحماض الأمينية التى كشفت عنها الأبحاث المكثفة على بروتين النبات، هى الجليسين glycine ، الألانين *alanine* ، الفالين *valine* ، الليوسين leucine ، الأيزوليوسين isoleucine ، السيرين serine ، الثريونين threonine ، الفينيلالنين phenylalanine ، التيروسين tyrosine ، التريبتوفان tryptophan ،

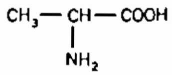
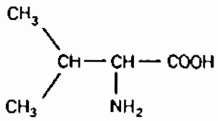
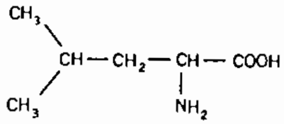
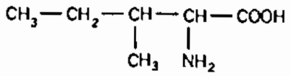
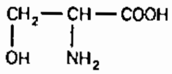
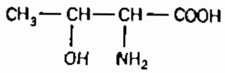
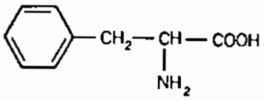
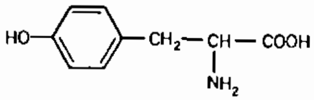
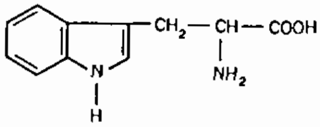
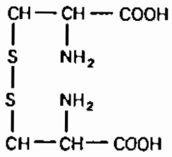
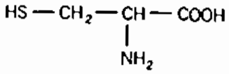


شكل 16-9 : دورة النتروجين

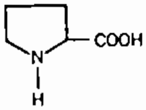
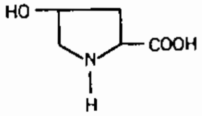
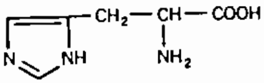
السيستين cystine، السيستيين cysteine، الميثونين methionine، البرولين proline، الهيدروكسيبرولين hydroxyproline، حامض الأسبارتيك aspartic acid، حامض الجلوتاميك glutamic acid، الهيستيدين histidine، الأرجنين arginine، واللايسين lysine. يوضح الجدول (2-16) بنية كل من الأحماض الأمينية المذكورة.



جدول 2-16

الاســـم	الـرمز الـكـيمـيـائى	الـنــــوع
الجليسين	NH_2-CH_2-COOH	اليفاتي
الآلانين		اليفاتي
الفالين		اليفاتي
الليوسين		اليفاتي
ايزوليوسين		اليفاتي
السيرين		اليفاتي
الثريونين		اليفاتي
الفينيلالانين		عطري
التيروسين		عطري
التريبتوفان		عطري
السيستين		أحماض أمينية تحتوي على كبريت
السيستين		أحماض أمينية تحتوي على كبريت

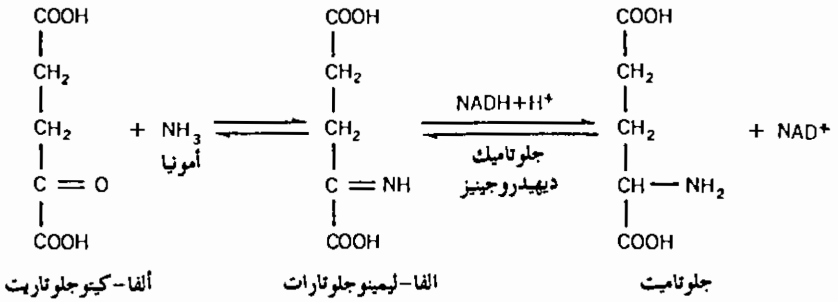
تابع جدول 2-16

الاســـم	الـرمـز الـكـيـمـيـائـى	الـنـــوع
الميثيونين	$CH_3-S-CH_2-CH_2-CH(NH_2)-COOH$	أحماض أمينية تحتوي على الكبريت
البرولين		أحماض أمينية ثانوية
الهيدروكسيبرولين		أحماض أمينية ثانوية
حامض أسبارتيك	$HOOC-CH_2-CH(NH_2)-COOH$	أحماض أمينية حمضية
حامض جلوتاميك	$HOOC-CH_2-CH_2-CH(NH_2)-COOH$	أحماض أمينية حمضية
الهيستيدين		أحماض أمينية أساسية
الأرجنين	$H_2N-C(=NH)-NH-CH_2-CH_2-CH_2-CH(NH_2)-COOH$	أحماض أمينية أساسية
اللايسين	$H_2N-CH_2-CH_2-CH_2-CH_2-CH(NH_2)-COOH$	أحماض أمينية أساسية

تخليق الأحماض الأمينية Amino acid synthesis

تعتبر الأحماض الأمينية على وجه العموم النواتج الابتدائية لتمثيل النتروجين nitrogen assimilation. لقد أظهرت الشواهد المجمعة من تتبع تمثيل الأغذية غير العضوية inorganic nutrients الحاوية على النتروجين المشع ^{15}N، أن المستلمات الابتدائية initial recipients للنتروجين فى هذه المركبات هى أحماض الفا ـ كيتو الطليقة فى السيتوبلازم free- α - kito acids in cytoplasm. وتتشابه أحماض الألفا ـ كيتو مع الأحماض الأمينية باستثناء الاوكسجين المتصل بكربون ألفا بدلاً من المجموعة الأمينية amino group. سوف نناقش فيما يلى طريقتين يمكن للنتروجين أن يدخل بها فى أحماض الفا ـ كيتو.

تكوين الأحماض الامينية بالاختزال: Reductive amination : لقد أظهرت التجارب التى استخدم فيها النتروجين المشع المعلم أنه خلال المراحل المبكرة لتمثيل النتروجين، تكون الجلوتامات glutamate هى المركب الاكثر تعليما. وغالباً مايصل الباحث إذا ماواجه هذه الشواهد أن يخلص الى أن هناك مشاركة مباشرة من النشادر فى مركب الألفا ـ كيتو جلوتاريت α-kitoglutarate، وهو حامض كيتو المناظر للجلوتامات. والتفاعل فى هذه الحالة يكون عكسياً، ويجرى حسب ماهو مبين فيما يلى:



وعلى مايبدو أن يسير التفاعل الأول تلقائيا spontaneously، ولكن التفاعل الثانى يحدث بمساعدة انزيم الجلوتاميك ديهيدروجينيز glutamic dehydrogenase، ويتطلب وجود النيكوتيناميد ـ أدينين ـ داينيوكليوتيد ($DANH + H^+$) nicotinamide - adenine - dinucleutide وبسبب الأهمية القصوى للجلوتامات glutamate فى تخليق أحماض أمينية أخرى، وبسبب النسبة العالية من الجلوتامات المتكونة فى النبات بهذا الأسلوب، يكتسب هذا التفاعل أهمية حيوية عظمى بالنسبة للتحولات الغذائية لنتروجين النبات. ويمكننا القول بأن الجلوتامات تشابه بفعلها هذا «باب الدخول الرئيسي» major "port of entry" الذى يدخل منه النتروجين غير العضوى الى منظومة التحولات الغذائية. إن الوجود واسع الانتشار لانزيم جلوماتيت ديهيدروجينيز glumatic dehydrogenase فى النباتات يدعم بشدة المقولة السابقة.

ليس لتكوين الأحماض الأمينية بالاختزال أهمية كبرى، كوسيلة لتخليق الأحماض الأمينية غير الجلوتاميت glutamate. هناك بعض الشواهد غير المباشرة الدالة على تكوين الحامضين الأمينيين الأسبرتيت aspartate، والألانين alanine مباشرة من الأوكسالوأسيتات oxaloacetate والبيروفيت pyruvate على التوالى. لقد أشار الباحثان فيرتانين Virtanen وتارنانين Tarnanen(60) الى وجود انزيم الأسبرتيز aspartase فى عدد من أنواع النباتات. يعتبر هذا الانزيم عاملاً مساعداً على الارتباط بالامونيا عكسيا reversible amination للفيوماريت fumarate الى أسبرتيت aspartate. ولكن هناك شك فى أن يكون لهذا التفاعل أهمية كبيرة فى تخليق الأحماض الأمينية.

وبهذا يكون لدينا الآن أربع طرق يتحصل بها نتروجين الأمونيا ammonia nitrogen على إذن بدخول المركبات العضوية فى سبيل تكوين احماض أمينية. وهذه الطرق كالتالى:

جلوتامات (glutamate) ⇌	α-kitoglutarate الفا–كيتوجلوتاريت + NH_3
أسبرتات (aspartate) ⇌	oxaloacitate أوكسالوأسيتيت + NH_3
أسبرتات (aspartate) ⇌	fumarate فيوماريت + NH_3
آلانين (alanine) ⇌	pyruvate بيروفيت + NH_3

ويبدو أن الألفا – كيتوجلوتاريت α-kitoglutarate هو الذى يتمتع من بين المسارات الأربعة المذكورة بأهمية فعلية فى تمثيل النباتات للنتروجين.

التحولات الأمينية Transamination: مما لا شك فيه أن التحولات الأمينية هى أهم التفاعلات الجارية أثناء تخليق الأحماض الأمينية. ويقصد بالتحولات الأمينية transamination، عملية تحويل مجموعة أمينية amino group لأحد الأحماض الأمينية الى مجموعة كربونية carbonyl group لأحد أحماض الكيتو keto acid. عند تغذية النباتات بالامونيا المشع ($^{15}NH_4$)، يصبح تعليم حامض الجلوتاميك عال للغاية، إذا ماقورن بالأحماض الأمينية الأخرى، مما يوحى بالدور الأهم الذى تلعبه الجلوتامات glutamate فى هذا التفاعل. وبعد أن

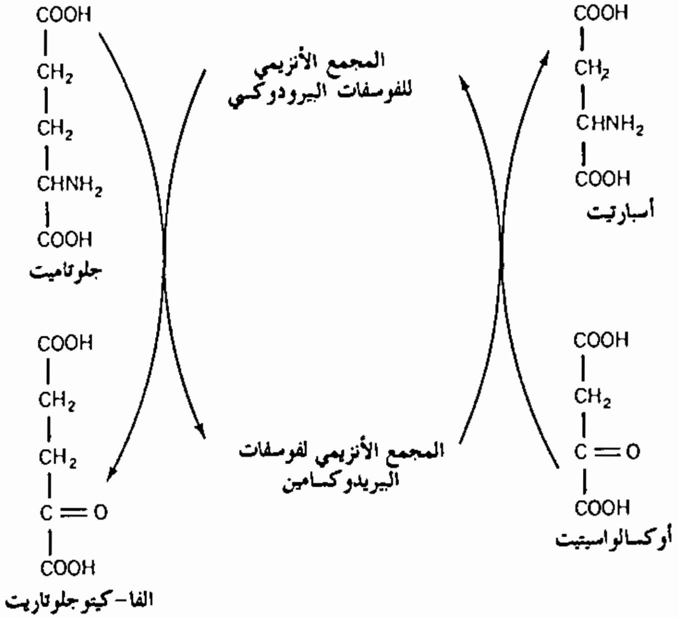
يتحصل النتروجين غير العضوى على «تصريح الدخول»، عبر تفاعل أمننة (الارتباط بالامونيا) amination الفا - كيتو - جلوتارات α- kito glutarate، تصبح الجلوتامات وهى ناتج التفاعل متاحة لتفاعل التحولات الأمينية transamination مع أحماض كيتو لتخليق الأحماض الأمينية المناظرة. لقد عرض ويلسون وآخرون Wilson et al (67)، تكوين سبعة عشر حامضا أمينيا مختلفا عبر قناة تفاعلات التحولات الأمينية مع الجلوتامات.

تسمى الانزيمات المساعدة لعمليات التحولات الأمينية بالترانس أمينيزات transaminases. عند الحديث عن ترانس أمينيز محدد، يلحق بالاسم العام اسم المادة المتأثرة بالانزيم (الاساس) (substrate)، واسم الناتج (product). فمثلا يسمى الانزيم المساعد على تحويل المجموعة الأمينية لحامض الجلوماتيك (المادة المتأثرة) الى المجموعة الكربونية carbonyl group للأوكسالواسيتات (oxaloacetate) لتكوين الأسبارتيت aspartate (الناتج) - يسمى الترانس أمينيز الجلوتامى الأسبارتى glutamic - aspartic transaminase.

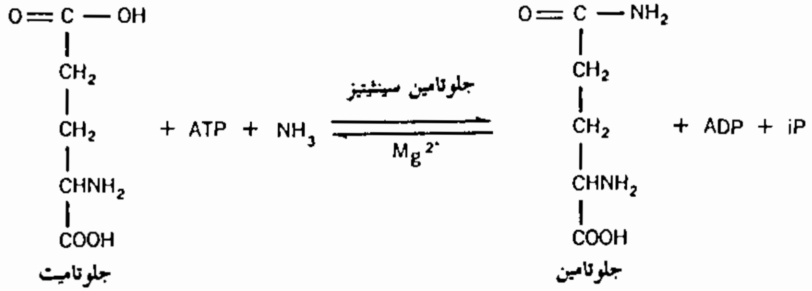
على الرغم من أن تفاعلات التحولات الأمينية tarnsamination التى يدخل فيها حامض الجلوتاميك glutamic acid هى الأغلب حدوثا فى النبات، إلاّ أنه قد تم التعرف على تفاعلات أخرى للتحولات الأمينية فى النبات أيضا. فعلى سبيل المثال، يحدث تفاعل التحولات الأمينية، يدخل فيه حامض الأسبارتك والألانين، وذلك فى النباتات الراقية. ولكن تفاعلات التحولات الأمينية تتضمن فى الغالب إما الألفا - كيتوجلوتاريت α-ketoglutarate أو الجلوتاميت glutamate كعنصر مكون رئيسى (39).

لقد تم التأكد من أن تفعالات التحولات الأمينية تتضمن مشاركة أى من الفوسفات البيريدوكسية pyridoxal phosphate أو فوسفات البيريدوكسامين pyridoxamine phosphate - كانزيم مساعد. وعلى مايدو فإن الفوسفات البيريدوكسية pyridoxal phosphate، المرتبطة بشدة بالانزيم، يمكنها أن تتقبل مجموعة أمينية amino group من الحامض الأمينى، مكونة بذلك فوسفات

البيريدوكساميـن pyridoxamine phosphate ، ومحـررة ناتـج حامض كيتـو keto acid المناظر . ومن ثم ترسل فوسفات البيريدوكسامين، المجموعة الأمينية الى حامض كيتو آخر، مما يؤدى الى تكوين حامض أمينى جديـد، مع إعـادة ظهـور regeneration الفوسفات البيريدوكسية pyridoxal phosphate . يسير التفاعل على الوجه الآتى :



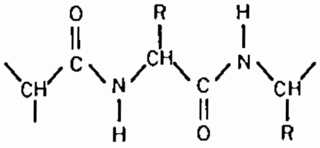
قبل أن نترك موضوع تخليق الأحماض الأمينية والبـدء فى مناقشة تتنـاول البروتينـات، علينـا أن نبـدأ بالأميـدات the amides ـ الأسباراجيـن asparagine والجلوتامين glutamine . لقد كشف عن المركبين المذكورين بكميـات كبيـرة نسبياً فى العديد من النباتات، ويبدو أن لهما دخل فى نقل النتروجين وتخزينه transport and storage . أثنـاء تخليـق الجلوتاميـن، تحـل مجموعـة من ($-NH_2$) محل مجموعة الهيدروكسيل hydroxyl لأحد المجاميع الكربوكسيلية (carbxyl groups) فى حامض الجلوتاميك (glutamic acid) يتم تنشيـط الانزيم المساعـد على اجراء هذا التفاعل، وهو انزيم جلوتامين سينثيتيز (glutamine synthetase)، بواسطة العامل المعدنى المساعد ـ وهو المغنيسيوم metal cofactor Mg^{2+} . كما يتطلب الأمر وجود الـ ATP



يعتقد بأن تخليق الأسباراجين asparagine من الأسباراتيت aspartate يجرى بنفس الأسلوب أيضا، ويتطلب التخليق وجود عامل معدنى منشط وكذلك تواجد الـ ATP. ولكن علينا أن نذكر أنه لم يتم فصل انزيم اسباراجين سينثيتيز asparagine synthetase من أنسجة النبات بعد، وهو الانزيم المساعد لهذا التفاعل.

البروتينات The proteins

تتكون البروتينات، كما سبق أو أشرنا آنفا، من وحدات متكررة من الأحماض الأمينية. وترتبط هذه الوحدات الواحدة فى الأخرى بأواصر bonds، توصل بين المجموعة الكربوكسيلية carboxyl group لأحد الأحماض الأمينية وبين المجموعة الأمينية amino group لآخر إن هذا النوع المتكرر من الترابط في جزىء البروتين يدعى بالآصرة الببتيدية peptide bond، وفيما يلى نورد تمثيلاً تخطيطياً لآصرة ببتيدية:



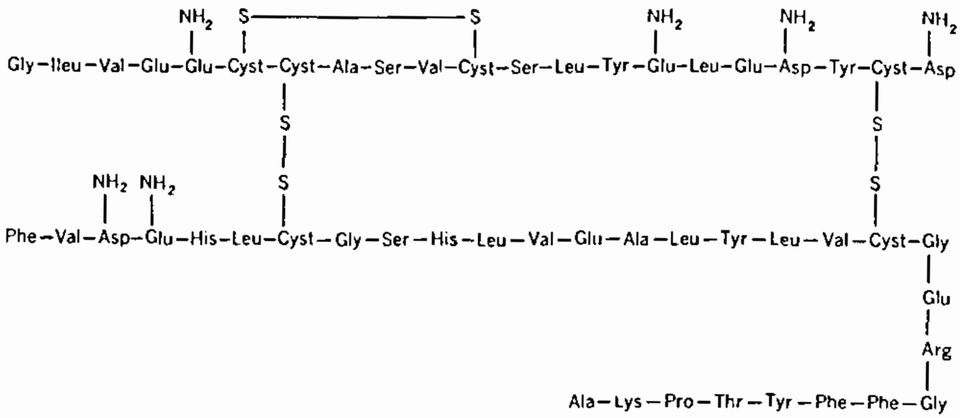
آصرة ببتيدية

يسمى المركب المكون من حامضين أمينيين مرتبطين ببعضهما بواسطة آصرة ببتيدية ـ بثنائي الببتيد dipeptide، ويسمى مركب الثلاثة أحماض أمينية بثلاثي الببتيد tripeptide... وهكذا. عند ربط عدد كبير من الأحماض الأمينية بهذه الطريقة يسمى المركب الناتج بمتعدد الببتيد polypeptide. وباعتبار أن البروتين يتكون من عدد من الأحماض الأمينية المختلفة قد يصل الى العشرين، وقد يتكرر وجود الواحد منها اكثر من مرة باختلاف التتابع والترتيب، نحصل على فكرة عن مدى تعقيد جزيء البروتين وحجمه. قد تتفاوت جزيئات البروتين حجماً من الانسولين insuline، ووزنه الجزيئي 6000 molecular weight والى وزن جزيئي يقدر بعدة ملايين.

بنية البروتين Protein structure

يعتقد عموماً بأن الخواص البيولوجية لجزيء بروتين ما تعتمد أساساً على بنيته. إن الآصرة الببتيدية جنباً الى جنب مع التتابع محدد الترتيب للأحماض الأمينية ـ يكسبان البروتين بنيته الابتدائية primary structure. ومن المهم أيضا في البنية الابتدائية للبروتين وجود الآصرة ثنائية الكبريت (disulphide bond). وحيث تحوى العديد من البروتينات اكثر من سلسلة واحدة من متعدد الببتيد polypeptide، يلزم التوصيل بين هذه السلاسل بأواصر غير ببتيدية، ويعتبر هذا من السمات المميزة لجزيء البروتين. تكتسب الآصرة ثنائية الكبريت (-S-S-) في الحامض الأميني ـ سيستين cystine أهمية كبرى في هذا المجال. تظهر هذه السمات الموجودة في البنية الابتدائية للبروتينات في الشكل (10-16) الذي يوضح البنية المقترحة لأنسولين لحم الأبقار beef insulin، وهو بروتين حيواني صغير.

تشير الشواهد التي تحصلنا عليها من العديد من الابحاث أن الأواصر الببتيدية وثنائية الكبريت ليست الروابط الوحيدة الداخلة في بنية البروتين. وعلى سبيل المثال، يمكن أن يحدث تفكك dissociation العديد من البروتينات في ظل ظروف هيّنة (mild) لا تخل بالآصرتين الببتيدية وثنائية الكبريت. وتشير الشواهد المتوفرة الى أن السلاسل متعددة الببتيد تتمتع ببنية حلزونية أو لولبية coiled or

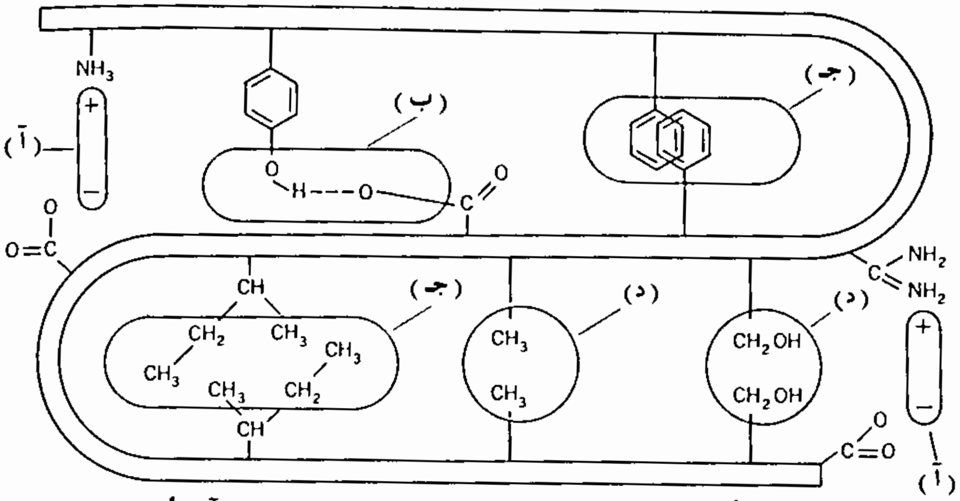


شكل 10-16 : تركيب وتتابع الأحماض الأمينية فى إنسولين لحم الأبقار.

helical structure ويحافظ على مثل هذا الترتيب بواسطة روابط غير مكافئة noncovalent links تدعى بالأواصر الهيدروجينية hydrogen bonds، تنتج عن إشتراك ذرة الهيدروجين بالالكترونات مع ذرتين من الاوكسجين. وتشكل البنية الحلزوينة لسلسلة متعدد الببتيد، ما يسمى بالبنية الثانوية secondary structure لجزىء البروتين. وبالاضافة للأواصر الهيدروجينية، يساعد كل من روابط الأملاح salt links، وقوى فان دير فالس Van der waals forces على الابقاء على البنية الحلزونية.

لقد تحدد أيضا أن الحلزون فى حد ذاته ربما يثنى folded وفق نماذج خاصة متباينة different specific patterns. وعادة ما يسمى ثنى الحلزون بهذه الطريقة بالبنية الثالثة tertiary structure لجزىء البروتين، ويجرى الابقاء عليها بالآصرة الهيدروجينية فى الأساس. كما تتدخل روابط الأملاح وقوى فان دير فالس في ذلك أيضا. يوضح شكل (16-11) الأواصر المختلفة التى يمكن أن تحدث في جزىء البروتين.

يعتقد الآن بأن البنية الثانوية والبنية الثالثة لجزىء البروتين ذات صلة وثقى بالوظائف البيولوجية لجزىء البروتين. وبالفعل، ظهر أن وظائف خاصة محددة (مثل نشاط الانزيم) تفقد بغير رجعة فى الكثير من الأحيان لدى فقدان بعض هذه السمات البنيوية. وربما يحدث ذلك عند تعريض البروتينات لدرجات



شكل 11-16: بعض الأواصر المختلفة التى يمكن وجودها فى جزىء البروتين: (آ) التأثير الالكتروستاتي المتبادل (ب) الآصرة الهيدروجينية بين بقايا التيروسين tyrosine ومجاميع الكربواكسيلات فى سلاسل جانبية، (جـ) التأثير المتبادل للسلاسل الجانبية غير القطبية nonpolar الحادث نتيجة للتنافر المتبادل بين المذيبات، (د) تأثيرات فان دير فالس Van der Walls المتبادلة.

حرارة عالية نسبياً، أو لتغيرات فى مقدار الـــ (pH)، أو للأشعاعـــات فوق البنفسجية، ... الخ. وتسبب كل هذه العوامل مايسمى بفقد الخواص الطبيعية denaturation. إن فقد العديد من خواص جزىء البروتين مثل قابلية الذوبان solubility، والنشاط التخصصى specific activity، وقابلية البلورة crystallizability، سرعان ما يعقب فقد الخواص الطبيعية. ويستحيل عادة استعادة هذه الخواص عند العودة للظروف الطبيعية.

تصنيف البروتين Protein classification

بسبب تماثل البنية العامة، القائم بين العديد من البروتينات المختلفة، يسهل علينا فصلها عن المركبات النتروجينية nitrogenous compounds الأخرى فى مجموعة عامة خاصة بالبروتينات. ولكن بسبب قيام هذا التماثل أيضا، يصعب الى حد ما تصنيف البروتينات نفسها الى أنواع. وبالفعل نجد أن التصنيف القائم الآن لا يعتبره الكثير من العلماء والباحثين تصنيفاً مرضياً. كما يقترب كثيراً من الاستحالة استنباط تصنيف يقوم على سمات بنيوية (تركيبية) خاصة، وذلك

بسبب معلوماتنا الضئيلة نوعاً عن البنيتين الثانوية والثالثة للبروتينات. ومن هنا جرت محاولات لاستنباط تصنيف يقوم جزئياً على خواص قابلية الذوبان، وجزئيا على الاختلافات الكيميائية والفيزيائية المعروفة للبروتينات.

البروتينات البسيطة Simple proteins : تعتبر البروتينات البسيطة مركبات، ينتج عنها أحماض أمينية فقط إذا ما عرضت للتحليل المائى hydrolysis. يقوم تصنيف البروتينات البسيطة أساساً على خصائص قابلية الذوبان. وهكذا يمكن تقسيم البروتينات البسيطة الى ست مجاميع رئيسية هى الألبومينات albumins، الجلوبولينات globulins، الجلوتيلينات glutelins، البرولامينات prolamins، الهيستونات histones، والبروتامينات protamines.

(آ) **الألبومينات Albumins** : تعتبر الألبومينات قابلة للذوبان فى الماء وكذلك فى المحاليل الملحية المخففة. ويمكن أن تتخثر (تتجلط) coagulate بتعريضها للحرارة. ويعتبر بيتا – أميليز الشعير β- amylase of barley مثالاً جيداً للألبومين (13).

(ب) **الجلوبولينات Globulins** : تكون الجلوبولينات إما غير قابلة للذوبان فى الماء تماما أو قليلة الذوبان فيه، بينما تتمتع بقابلية الذوبان فى المحاليل الملحية المخففة. وتتخثر الجلوبولينات بالحرارة أيضا. يمكن العثور على العديد من أمثلة الجلوبولينات فى البروتينات المخزونة بالبذور storage protein of seeds.

(جـ) **الجلوتيلينات Glutelins** : لا تتمتع الجلوتيلينات بقابلية الذوبان فى المحاليل المتعادلة، ولكنها تذوب فى المحاليل الملحية أو القاعدية المخففة. وهذه البروتينات توجد أساساً فى بذور الحبوبيات cereal grains. ويعتبر الجلوتينين glutenin أحد أمثلة بروتين الجلوتيلين الموجود فى القمح wheat والمثال الآخر هو أوريزينين الرز oryzenin of rice.

(د) **البـرولامينـات Prolamines** : لا تذوب البرولامينات فى الماء، ولكنها تذوب فى محلول الايثانول ethanol بدرجـة تركيـز 70-80%، ولا تذوب إطلاقـا عند تركيز 100% إيثانول. ينتج عن هذه البروتينات لدى التحليـل المائـى كميات كبيرة نسبياً من البرولين proline والنشادر amonia، ومن هنا جاء تسميتها بالبرولامين. ومن أمثلة البرولامينـات النباتيـة زيـن الـذرة zein of maize، جليادين القمـح والجـودار gliadin of wheat and rye، وهورديـن الشعير hordein of barley.

(هـ) **الهستـونـات Histones** : تعتبر الهستونات غنية بالأحماض الأمينيـة الأساسيـة basic amino acids، مثل الأرجينين arginine واللايسين lysine، وتذوب فى الماء. ولقد وجدت فى أنوية الخلايا– *cell nuclei* ويمكنهـا أن تتحـد مع الأحماض النووية nucleic acids.

(و) **البـروتـامينـات Protamines** : تعتبر البروتامينات، مثلها مثل الهستونـات غنيـة بالأحماض الأمينية الأساسية، وهى قابلة للذوبـان فى المـاء. وتتشابـه مع الهستونات أيضا فى وجودهـا فى الأنويـة، ومـن المحتمـل أن تتحـد مع أحماضها النووية. تخلو هذه البروتينات من كل من الحامضين الأمينيين – التايروسيـن tyrosine التريبتوفـان tryptophan. وتخلـو البروتامينـــات من الكبريت (S)

البروتينات المتقارنة Conjugated proteins : علاوة على الأحمـاض الأمينيـة، تتحـد البروتينات المتقاربة بأحد المكونات من غير الأحماض الأمينية. ويسمى المكون الاضافـى هذا عادة بالمجموعـة البروتيتيـة prosthetic group. يمكـن تقسيـــم البروتينات المتقاربة الى خمس مجموعـات رئيسيـة وهـى البروتينـات النوويـة nucleoproteins، جليكوبروتينـات glycoproteins، ليبوبروتينـات lipoproteins، كروموبروتينـات chromoproteins، والبروتينـــات المعدنيـــة metalloproteins. وتوضح الأسماء المعطاة للمجموعات المذكورة أعلاه، أن البروتينات المتقارنة

قد سميت بأسماء المجموعة البروثيتية prosthetic groups التى إقترنت بها.

(آ) **البروتينات النووية Nucleoproteins**: إذا ما عرض البروتين النووى للتحليل المائى hydrolysis ينتج عنه بروتين بسيط وحامض نووى. وسوف نناقش موضوع الأحماض النووية فى موضع آخر من هذا الفصل. هناك بعض الشواهد الدالة على عدم وجود البروتينات النووية فى الطبيعة، وأنها تظهر بالعزل فقط. وعلى أقل تقدير لم يظهر حتى الآن اتحاد كيميائى بين الأحماض النووية وبين البروتينات.

(ب) **الجليكوبروتينات Glycoproteins**: كما يظهر من اسمها، فإن الجليكوبروتينات، هى بروتينات تحتوى على كميات صغيرة من الكربوهيدرات بوصفها مجموعات بروثيتية prosthetic grpups. ويعتقد بأن بعض البروتينات المكونة لغشاء الخلية ربما تكون من الجليكوبروتينات.

(جـ) **الليبوبروتينات Lipoproteins**: على وجه العموم، لا تذوب الليبوبروتينات فى الماء. وتحوى هذه البروتينات على الدهنيات lipids، مثل الليسيثين lecithin والسيفالين cephalin، بوصفها مجموعات بروثيتية prosthetic groups. وتعتبر الليبوبروتينات من المكونات الشائعة فى الأغشية. فلقد وجدت فى غشاء الخلية (يعتقد فى الحقيقة بأن غشاء الخلية هو مركب من الليبوبروتينات)، وفى النواة وفى صفائح البلاستيدات الخضراء lamellae of chloroplasts.

(د) **الكروموبروتينات Chromoproteins**: تشمل الكروموبروتينات مجموعة متسعة من المركبات، ومن بينها الفلافوبروتينات flavoproteins، والبروتينات الكاروتينية charotenoid proteins، والبروتينات الكلوروفيلية

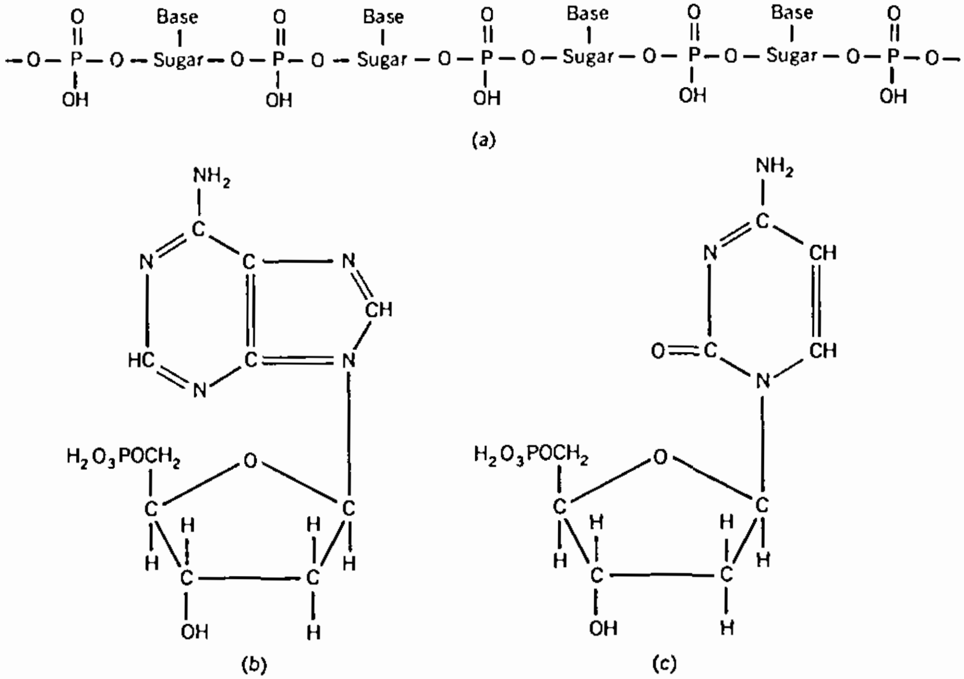
chlorophyll proteins والهيموجلوبين hemoglobins. والخاصية العامة المشتركة لهذه المركبات هى وجود مجموعة من الصبغات كمجموعة بروثيتية prothetic group.

(هـ) **البروتينات المعدنية Metallo proteins**: تنتمى العديد من الانزيمات الى مجموعة البروتينات المعدنية، باعتبار إحتياج هذه البروتينات الى منشط معدنى metallic activator. ولقد سبق وتعرضنا الى هذا النوع بالذات من البروتينات فى معرض مناقشتنا لانزيمات التنفس respiratory enzymes.

الأحماض النووية Nucleic acids

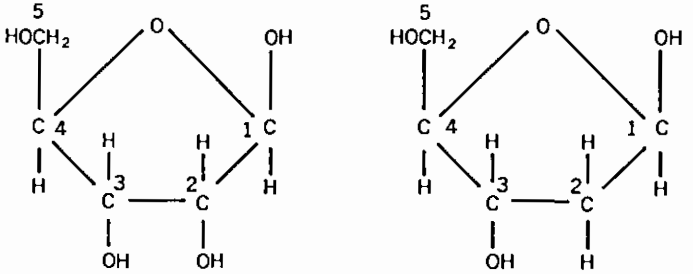
علينا أن نوضح، قبل مناقشة موضوع تخليق البروتينات، لأنفسنا ماهية الأحماض النووية: حامض الريبوز النووى ribose nucleic acid (RNA)، وحامض الريبوز اللااوكسجينى النووى deoxyribose nucleic acid (DNA). تعتبر الأحماض النووية جزيئات بلمرية كبيرة large polymeric molecules، تتكون من وحدات متكررة تدعى بالنيوكليوتيدات nucleotides، التى تتكون بدورها من مكونات ثلاثة: قاعدة البيورين أو البيريميدين purine or pyrimidine base، سكر الـ pentose أو سكر الـ deoxypentose، وحامض الفوسفوريك phosphoric acid. ترابط النيوكليوتيدات مع بعضها البعض بواسطة روابط فوسفات السكر (شكل 16-12).

يتحدد تقسيم الأحماض النووية الى مجموعتين كبيرتين إنطلاقا من وجود عنصر التركيب السكرى، وهو من العوامل التى أثرت فى تسمية هذه المجاميع. وبناء على ذلك يحتوى حامض الرايبوز النووى (RNA) على الرايبوز ribose، كما يحتوى حامض الدى اوكسيريبوز النووى (DNA) على الدى أوكسيريبوز deoxyribose. يمكن العثور على الفرق بين نوعى السكر هذين فى الكربون الثانى.



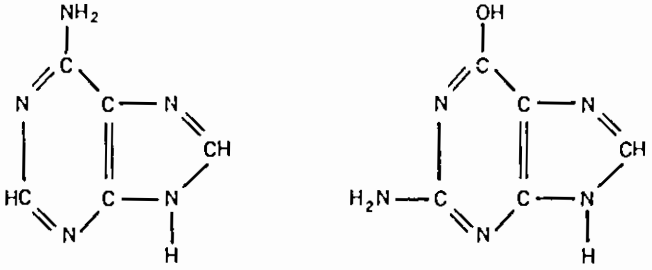
شكل 12-16 : (آ) ترتيب جزىء الـDNA، ويوضح فيه روابط فوسفات السكر (ب) نيكليوتيد البيورين، حامض الأدينين purine nucleotide, adenine acid. (جـ) نيكليوتيد البيراميدين، حامض السيتيديليك Pyramidine nucleotide, cytidylic acid.

لقد أظهرت العديد من الأبحاث بلا جدال وجود نوعين من المركبات ذات القاعدة النتروجينية فى الأحماض النووية ـ البيورينات purines والبيريميدينات

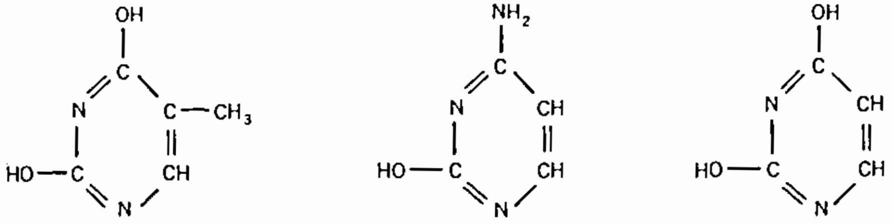


2-دى أوكسيريبوز　　　الرايبوز

pyrimidines. كمـا أن الأدينيـن adinine والجوانيـن guanine همـا نوعـــان من البيورين يكثر وجودهما، كما وأن البيريميدينات الاكثـر شيوعـاً هى الثايميـن thymine والساتيوسين cytosine، واليوراسيل uracil. وكمـا هو الحـال بالنسبـة للشق السكرى sugar moiety، فهنا يوجد فارق بين الـ DNA والـ RNA. يوجد ثايمين البيريميدين فى الـ DNA وحده، بينمـا يوجـد يوراسيـل البيريميدين فى جزىء الــ RNA لاغيـر. وفيمـا يلـى نورد بنيـة مختلـف القواعـد النتروجينيـة الموجودة فى الأحماض النووية:



الجوانين الأدنين



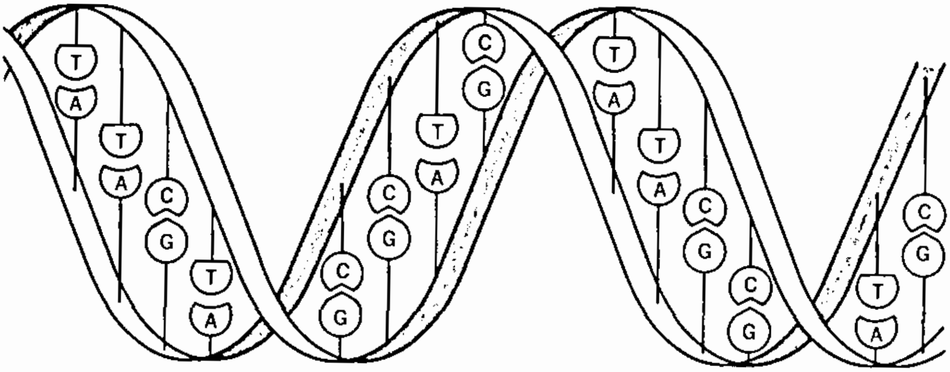
اليوراسيل السايتوسين الثايمين

يبدو أن الـ DNA يرتبط بالكروموسومات، بينما يختلف الــ RNA عنـه فى التوزع على الكروموسومات chromosomes، والنويات nucleolus، والسيتوبلازم cytoplasm.

ويظهـر ان وظائـف كل من الــ DNA والــ RNA هى نقـل الصفـات الوراثيـة والتخليق الحيوى للبروتينات. فبينما يقترن الـ DNA اساساً بنقـل «المعلومـات الوراثية» "genetic information" نجد ان الـ RNA يختص بتخليق البروتينات.

لقد تركزت الدراسات حول التركيب الجزيئى للاحماض النووية وكـذلك

حول التتابع النيوكليوتيدى nucleotid sequence. كما اظهرت المعلومات المستخلصة من الابحاث الجارية بالتحليل بواسطة الاشعة السينية، أن جزىء الـ DNA عبارة عن تركيب حلزونى مزدوج double helicle structure، تتزاوج فيه الشعبتان بينياً كالموضح فى الشكل (16-13) مرجع (63). ويكون الوصل بين الشعبتين بواسطة الهيدروجين الذى يلاحم بين الازواج القاعدية. كما تبين التحاليل الكيميائية لجزىء الـ DNA وجود تناسب بنسبة 1:1 بين الادنين adenine والثايمين thymine، وكذلك بين الجوانين guanine والسيتوسين cytosine. وربما تقترح علينا مثل هذه الملاحظة وغيرها ان التزاج القاعدى الذى يقوم بين الشعبتين الحلزونيتين يحدث بين البيورينات purins والبيريميدينات Pyrimidins، وليس بين البيورينين ولا بين البيريميدين. وعلى كل حال فربما اختلفت نسبة الادنين–ثايمين الى الجوانين – سيتوسين، وذلك من جزىء لل DNA الى آخر. ويعتقد بأن جزىء الـ DNA هو جزىء يستنسخ ذاتياً self replicating. وبناء على ذلك فتحت الظروف المناسبة وفى ظل وجود الانزيمات الضرورية، قد تتمكن السلسلتان من الأنفلات من نمطهما الحلزونى المزدوج، ومن ثم تسحبان من مصادر قاعدية base poots متناظرة، حتى تستنسخان بعضهما البعض. على الرغم من ان دراسة تركيب الـRNA لم تتم بنفس كثافة دراسة تركيب الـDNA الا انه يعتبر معروفاً الآن أن تركيب الـRNA هو حلزونى



شكل 16-13 : تمثيل تخطيطى وضع وفق نموذج واتسون–كريك Watson-Crick لجزىء الـDNA، ترمز الحروف A، T، G، C للقواعد النتروجينية لكل من الأدنين والتيمين والجوانين والسيتوسين على التوالى.

(بيد انه من حلزون واحد)، وانه يتألف من تتابع لنيوكليوتيدات متفارقة بصورة تشابه كثيراً لحالتها في الـ DNA. هذا مع العلم أن اليورسيل uracil يحل محل الثايمين في جزيء الـ RNA. وعلى اية حال فمثلما يتزاوج الادنين مع الثايمين في الـ DNA، يتزواج ايضاً مع اليوراسيل في الـ RNA. لقد تم تحديد ثلاثة انماط للـ RNA، تختلف حجماً ووظيفة اختلافاً بينا. يوجد الـ RNA الاكبر في الرايبوسومات ribosomes ويشار اليه عموماً بالـ RNA – الرايبوسومي **(rRNA)**. اما RNA الرسول (mRNA) فيصغر حجمه كثيراً عن الاول، الا انه يعتبر حجماً بيناً؛ اذ يمكن التعرف على RNA الرسول في صور المجهر الالكتروني، اذ يبدو بهيئة جزيئات ليفية طويلة يتصل بها العديد من الريبوسومات، لذا يسمى المجموع بوليزوم Polysome. واخيراً تم التعرف على جزيئات صغيرة من الـ RNA وتدعى الـ RNA الناقل (tRNA).

اصبح معروفاً الآن أن الـ DNA يوجه تخليق RNA الرسول وذلك بتأدية الاول دور الطبعة (النموذج templet) للاخير. اذ يدور الـ DNA الملفوف على نفسه وذلك في عكس اتجاه اللف، كي يعرى النيوكليوتيدات الموجودة على شعبتيه. ومن ثم يتحد كل نيوكليوتيد مع مكمله في احد منابع نيوكليوتيدات الريبوز، وذلك في محيط من السيتوبلازم. ومن هنا ينشأ جزيء من RNA الرسول يكون تتابع نيوكليوتيداته متمماً لشعبة الـ DNA الاصلية التي كانت بمثابة الطبعة. وبما ان الـ RNA الرسول قد نشأ بنمط يعود الى الـ DNA، لذا يسمى احياناً بالـ RNA المعتمد على الـ DNA. كما يقال للـ DNA أنه قد استنسخ الى سلسلة ملحقة من الـ RNA. عندما يتم تخليق جزيئات RNA الرسول، تترك النواة عبر مسام توجد في الغشاء النووي، وسرعان ما ترافق رايبوسومات السيتوبلازم.

وعلى الرغم من قلة الالمام بخطوات العملية الا أن الـ RNA الريبوسومي يتكون في النواة قبل اطلاقه في السيتوبلازم. ولكننا لازلنا نجهل خبايا تخليق RNA الناقل.

يكتسب تتابع القواعد في جزيء RNA الرسول بسبب كون الاخير يمثل

طرازاً من الشفرات الثلاثية تتحكم فى تخليق البروتينات وتتكون بروتينات النبات من مالا يقل عن 20 حامضاً امينياً مختلفاً. هذا مع العلم ان النمط الواحد لقاعدة ما تعود لاحد الاحماض الامينية يصلح لاربعة فقط من الاحماض الامينية المختلفة. كما ان توافقات قاعدتين مع واحد من الاحماض الامينية تصلح فقط لستة عشر من الاحماض الامينية المختلفة. وعلى اية حال فعندما يجرى الحديث عن شفرة ثلاثية ينشأ عن ذلك 64 من التوافقات المختلفة للقواعد، وهذا يتفق اتفاقاً شديداً مع تكوين 20 حامضاً امينياً – تلك الموجودة فى النبات. ويطلق على المجاميع الثلاثية للقواعد المرتبة بالتتابع والموجودة على جزىء RNA الرسول، اسم **الكودونات Codons** بينما يمثل الكودون الواحد منها الشفرة الخاصة بالحامض الامينى المعنى. وعلى سبيل المثال يكون التتابع الثلاثى UUU (ثلاثة نيوكليوتيدات لليوراسيل)، بمثابة طبعة لجزىء الحامض الامينى فينيل ألانين phenylalanine. ولقد اوردنا فى الجدول (16-3) الكودونات الـ46 الممكنة وكذلك الاحماض الامينية التى تعتبر هذه الكودونات شفرتها. لاحظ ان ثلاثة من الكودونات هى على التوالى UGA و UAA و UAG لا تعتبر شفرات لأى من الأحماض الامينية المعروفة، ولذلك تسمى بنواسخ الهراء nonsense triplets؛ وربما تنحصر وظيفتها فى تخليق البروتين، فى أن تكون علامة محددة لنهاية احد البروتينات وبداية بروتين آخر. سوف نتعرض بالشرح لاهم سمات شفرة الاستنساخ فى القسم التالى.

تخليق البروتين Protein synthesis

يمكن تقسيم عملية تخليق البروتين الى ثلاث مراحل: (1) مرحلة تنشيط الاحماض الامينية (2) ربط الحامض الامينى النشط بالـ RNA الناقل (3) تكوين عديدة الببتيد polypeptides على الريبوسومات.

تنشيط الاحماض الامينية Activation of amino acids : تضم الخطوة الاولى فى

First Position	Second Position: U		C		A		G		Third Position
U	UUU	Phenyl-alanine	UCU	Serine	UAU	Tyrosine	UGU	Cysteine	U
	UUC		UCC		UAC		UGC		C
	UUA	Leucine	UCA		UAA		UGA		A
	UUG		UCG		UAG		UGG	Tryptophan	G
C	CUU	Leucine	CCU	Proline	CAU	Histidine	CGU	Arginine	U
	CUC		CCC		CAC		CGC		C
	CUA		CCA		CAA	Gluta-mine	CGA		A
	CUG		CCG		CAG		CGG		G
A	AUU	Iso-leucine	ACU	Threo-nine	AAU	Aspara-gine	AGU	Serine	U
	AUC		ACC		AAC		AGC		C
	AUA		ACA		AAA	Lysine	AGA	Arginine	A
	AUG	Methio-nine	ACG		AAG		AGG		G
G	GUU	Valine	GCU	Alanine	GAU	Aspartic acid	GGU	Glycine	U
	GUC		GCC		GAC		GGC		C
	GUA		GCA		GAA	Glutamic acid	GGA		A
	GUG		GCG		GAG		GGG		G

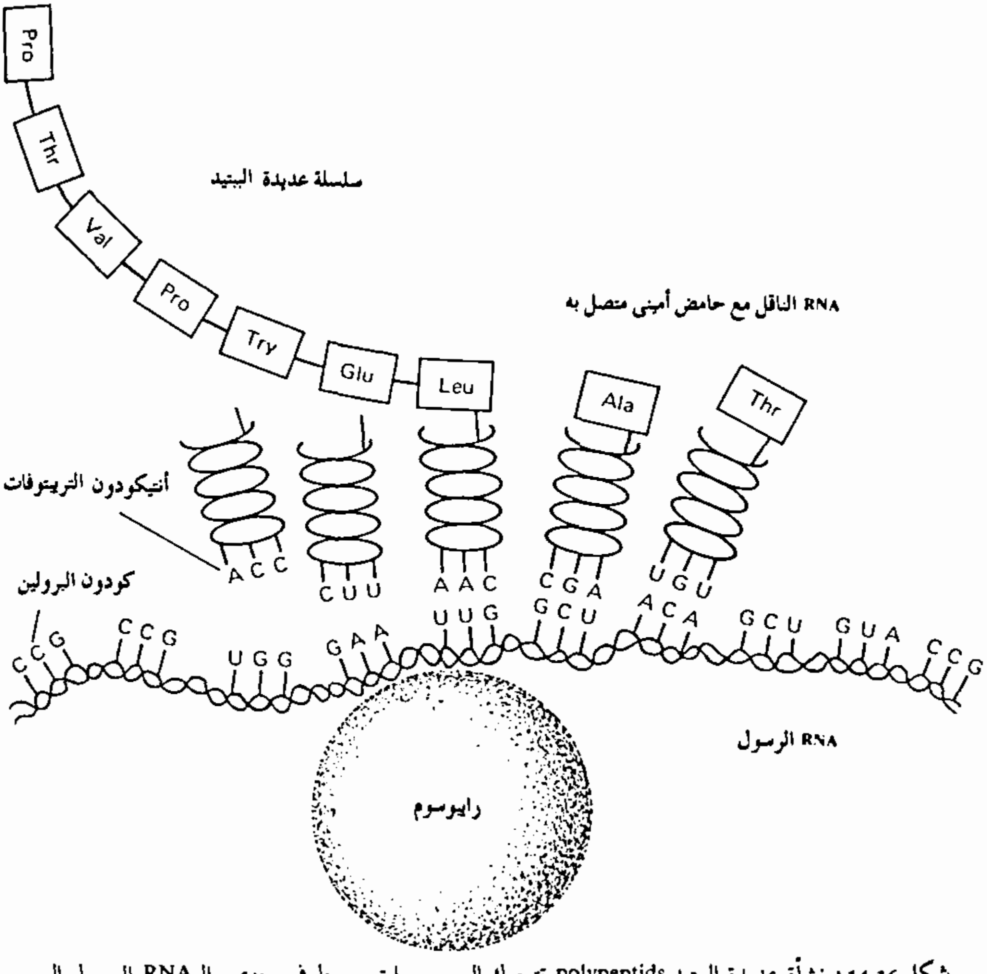
جدول 3-16 : مخطط تكوين الأحماض الأمينية لـ61 من الـ64 كودون الممكنة. أمّا الكودونات الثلاثة الباقية فتسمى أحياناً بكودونات «الهراء»، كما تسمى أيضاً الثلاثيات التي لاتشكل أية شفرة لأي من الأحماض الأمينية.

تخليق البروتين – تنشيط الحامض الامينى – فى طياتها انتخاب الاحماض الامينية المعنية من داخل مصدر مختلف الصفات heterogenous pool من داخل السيتوبلازم. يتم التوصل الى انتخاب الاحماض الامينية المعنية عن طريق انزيمات عالية التخصص وذلك بانزيم منشط على اقل تقدير لكل حامض امينى واحد. وبمحضر من الـ ATP يحفز الانزيم المنشط تكوين (E - AA - AMP) enzyme- bond amino acid adenylate، الغنى بالطاقة واطلاق البيروفوسفات (PP).

مركب الحامض الامينى – الـ RNA الناقل: يعقب تنشيط الحامض الامينى ارتباطه بالـ RNA الناقل. ومن السابق ذكره فأن الـ RNA الناقل يعتبر جزيئاً صغيراً يحوى مابين 70-100 من النيوكليوتيدات. وهناك من الشواهد ما يقترح وجود جزىء RNA الناقل يتخصص فى نقل حامض امينى معين (8،44) مما يفضى بافتراض ان عملية نقل الاحماض الامينية من المركب النشط المترابط انزيمياً الى RNA الرسول هى عملية اضافة اكثر منها عملية منافسة. ويعتقد بان نقطة الالتحام بين RNA الناقل وبين الحامض الامينى النشط تقع عند ذرة الكربون الثانية او الثالثة من السكر الريبوزى العائد الى حامض الادنيليك الطرفى.

تكوين عديدات الببتيد Polypeptide formation : يصبح RNA الرسول حال تكونه متحداً مع الريبوسومات فى السيتوبلازم مكوناً بذلك البوليسوم (عديدة الرايبوسوم) polysome وتنتقل الأحماض الامينية إلى البوليسومات بواسطة RNA الناقل، وذلك بارتباط الحامض الامينى مع احد طرفى جزىء RNA الناقل. ويوجد عند الطرف الآخر لجزىء RNA الناقل ثلاثية نيوكليوتيدات او مايسمى **بالانتيكودون Anticodone**، التى تعتبر ملاحق لكودون الرسول الخاصة بهذا الحامض الامينى. وعلى سبيل المثال فأن انتيكودون RNA الناقل – AAC(وهو الانتيكودون بخاص بالليوسين leucine)، يقابل كودون RNA الرسول UUG. وسرعان مايلتحم الكودون والانتيكودون فى مكانهما بسبب قوة التجاذب،

مثلما هو الحادث فى نشاطات الأحماض النووية الاخرى مثل استنساخ الـ DNA وكذلك RNA الرسول. عندما تلتحم أنتيكودونات عدد من جزيئات RNA الناقل باماكنها المخصصة، تصطف الأحماض الامينية عند نهاياتها المقابلة، وبالتتابع المعين لعديدات الببتيد. ويعتقد ان الريبوسومات تتحرك على طول جزىء الـ RNA الرسول من احد طرفيه إلى الطرف الآخر، بما يربط الأحماض الامينية بروابط ببتيدية، وبمساعدة انزيمات تخصصية شكل (16-14). ومن هنا



شكل 16-14 : نشأة عديدة الببتيد polypeptids تتحرك الريبوسومات من طرف جزىء الـRNA الرسول إلى الطرف الآخر وبحركتها على طول الجزىء، تربط الأحماض الأمينية الآتية من السيتوبلازم وذلك بروابط ببتيدية. تتم هذه التفاعلات بتحكم أنزيمات تخصصية. راجع النص لمزيد من الايضاح.

يتضح ان دور الـ RNA الناقل يكمن فى نقل الأحماض الامينية إلى مجمع رايبوسومات RNA الرسول (البوليسوم)، وكذلك تكون وظيفته فى احتفاظ الاخيرة باماكنها طبقاً للنمط الذى تمليه كودونات الـ RNA. كما يتثبت هذا النموذج بدوره بواسطة الـ DNA، الذى استنسخ عنه. كما ويكون الترابط الحقيقى للأحماض الامينية محكوماً بانزيمات تخليق البروتين.

تفكك البروتين Protein degradation

يحدث التحول الغذائى للبروتين فى النبات فى عملية متصلة تنحصر بين التخليق والتفكك synthesis and breakdown. لقد وجدت انزيمات proteolytic enzymes مثل انزيمات البروتيز protases والـ piptidases فى العديد من اعضاء النبات بما يوحى بأن يكون التفكك البروتينى محكوماً جزئياً بوجود هذه الانزيمات. اقترح ويبستر Webster (64)، ان يكون التفكك البروتينى يحدث ايضاً كعكس لعملية تخليق البروتين كما يشير إلى ان احد النتائج المرغوب فيها لتفكك البروتين بهذه الطريقة هى كمية ملموسة من الـ ATP يقع تخليقها. هذا ويصعب القطع حتى الآن بأن المسار الرئيسى لتفكك البروتين يمر عبر عمليات معاكسة لتخليقه او من خلال نشاط انزيمات proteolytic enzymes. والارجح ان ينشط كلا المسارين فى النبات اثناء تفكيك بروتيناتها.

درست عملية تفكك البروتين اساساً على البذور النابتة، وكذلك على الاوراق المقطوفة. فأثناء الانبات يحصل تفكك مكثف للبروتين المخزون، وذلك فى الفلقة او الاندوسبرم (السويداء)، ويجرى هذا بالتوازى مع تخليق سريع للبروتين فى الجنين. كما ولوحظ تراكم للأحماض الامينية وللاميدات amides فى الجنين. ويظهر ان العوامل الفسيولوجية التى تفضى إلى اطلاق اشارة البدء فى الانبات تكمن فى تفكك البروتين المخزون وتوزع نواتج هذا التفكك (الأحماض الامينية) وانتقالها إلى الجنين، وكذلك تخليق بروتينات جديدة من تلك الأحماض الامينية.

ابرزت الدراسات التى اجريت على تحول النتروجين غذائياً اثناء انبات

البازلاء (11) والشعير (19)، ان البروتينات المخزونة تكون من بين المركبات التى تختفى اولاً. هذا ويتأخر نمو الجنين فى كل من الشوفان oat والشعير barley عندما تستخلص الاجنة من الاجزاء الخازنة المحيطة بها، حتى ولو وضعت فى وسط غذائى. وتستعيد الاجنة نشاطها فى النمو لحد ما اذا ماضيفت الأحماض الامينية إلى الوسط الغذائى. لقد اثبت احد الابحاث على التحول الغذائى للبروتين والجارى فى الاجنة السليمة والمستأصلة من بذورها فى نباتات الذرة من قبل اوكس وبيفر Oaks and Beevers (39)، أن هناك دلائل تشير إلى ان الكميات الكبرى من الأحماض الامينية المتكونة من جديد تنتقل من الاندوسبرم إلى الجنين النامى تعيق تخليق احماض امينية جديدة داخل الجنين. وعندما يستأصل جنين الذرة من الاجزاء الخازنة وينبت على وسط غذائى يحوى الجلوكوز والنتروجين اللاعضوى يكون معدل نتروجين البروتين أقل بصورة ملحوظة من ذلك المعدل الناشيء عن الجنين السليم النابت خلال نفس الفترة. ويوحى هذا بامتلاك الجنين لقابلية محدودة للتعامل مع النتروجين اللاعضوى ولتخليق الأحماض الامينية الجديدة. وعلى اية حال فلقد وجد (39)، ان القدرة على الانتفاع بالنتروجين اللاعضوى وعلى تخليق احماض امينية جديدة، ومن ثم بروتينات، تنمو فى الجنين المستأصل والنامى لمدة محدودة فى وسط شحيح بالنسبة للأحماض الامينية المذابة.

عندما تستأصل ورقة من نباتها وتترك لتنمو فوق وسط غذائى يلاحظ انخفاض ملموس في مستوى البروتين مصحوباً فى ارتفاع فى مستوى الاحماض الامينية والاميدات. وتعود لاسبرجين الاميدات amides asparagen ولجلوتامينها glutamine النسبة الملموسة من النتروجين المحرر من جراء تفكك البروتين فى الورقة المقطوفة. فمخزون الاميد يزيد كثيراً عن كمية الاميدات الممكن وجودها فى بروتين الورقة قبل قطفها، مما يوحى بتخليق هذه المركبات اثناء تفكك البروتين (64). وفى الواقع فأن تكون الاميد يمثل آلية وقائية يستغلها النبات أثناء فترات التفكك البروتينى الزائد عن الحاجة. ولولا اتحاد الامونيا لتكون الاميدات لواجه النبات مستويات سامة من الامونيا، سرعان ما تنتج عن

تفكك البروتين. وبعد مضى فترة من الوقت تجرى عمليات التحول الغذائى metabolism على كل من الاحماض الامينية والاميدات المتراكمة هى الاخرى، وينتج عن ذلك تحرر كميات كبيرة من ايونات الامونيا.

علينا ان نشير الى ان مستوى فهمنا لاليات تخليق البروتين، وتفككه على وجه التخصيص ليس كافياً حتى الآن، مما يشكل تحديا حيوياً فى اهميته مطروحاً امام العلماء بوجه خاص والانسانية جمعاء. ولا غرو فدراسة التحول الغذائى الجارى على البروتين تتمتع باهمية تطبيقية علاوة على الاهمية الاكاديمية البحتة. فمثلاً ربما ادى تعميق فهم آليات تخليق البروتينات وتفككها فى النباتات الى ان يتمكن العلماء من قطع الطريق امام تفسخ البروتينات او تعطيله على اقل تقدير، بل ومن الجائز ان يمكنهم هذا من رفع مستويات البروتينات فى النبات مما تتجلى فوائده بالنسبة للغذاء. وسوف تهلل لذلك بشكل خاص تلك البلدان فى عالمنا التى يعيش سكانها على وجبات غذائية لبها الكربوهيدرات. وربما يحق لنا ان نحلم بان تصبح مستويات البروتين فى نباتات المحاصيل تحت سيطرة الانسان بالكامل.

REFERENCES

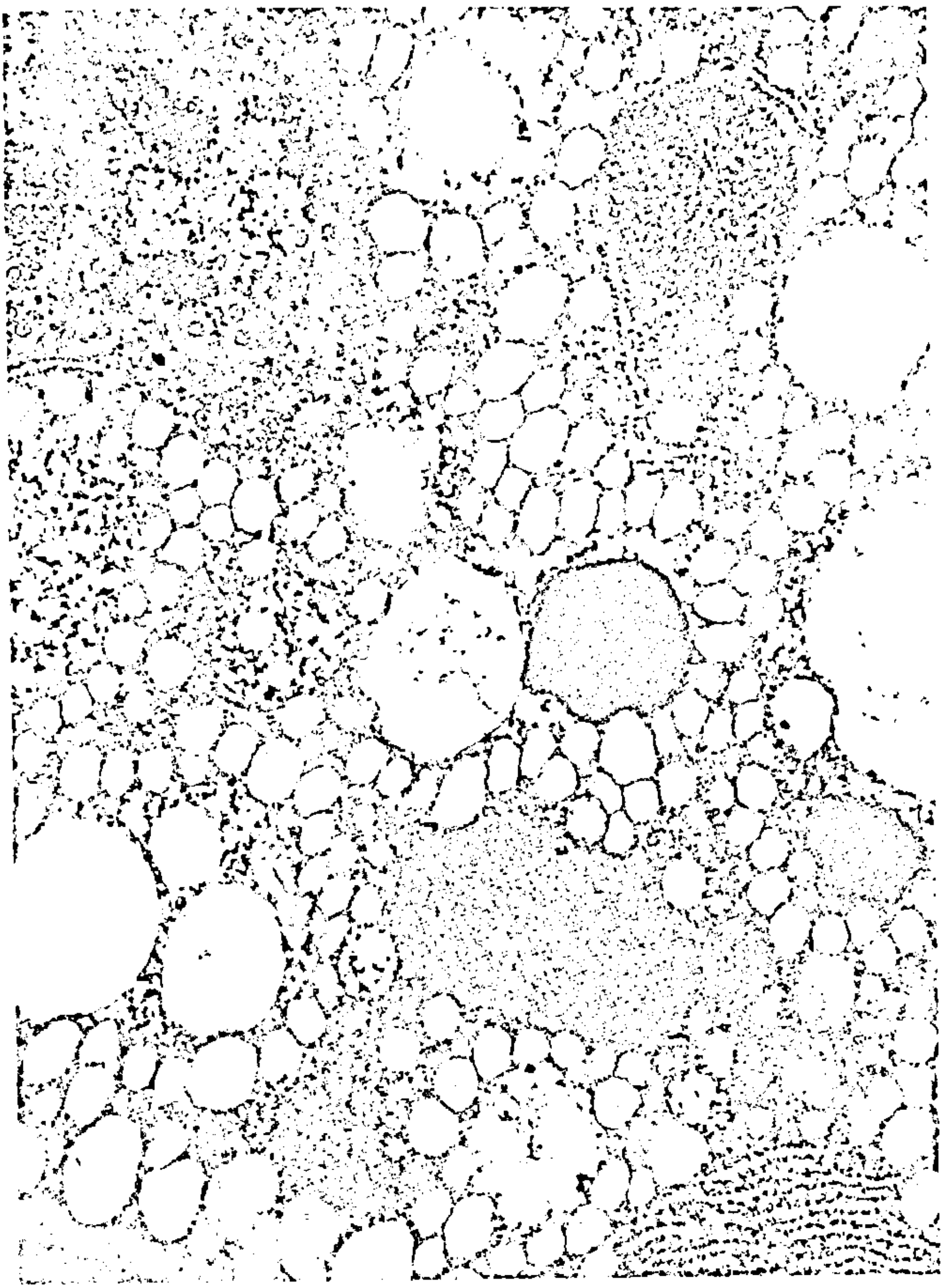
1. Ahmed, S., and H. J. Evans. 1960. Cobalt: A micronutrient element for the growth of soybean plants under symbiotic conditions. *Soil Sci.* 90:205.
2. Ahmed, S., and H. J. Evans. 1961. The essentiality of cobalt for soybean plants grown under symbiotic conditions. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 47:24.
3. Allen, E. K., and O. N. Allen. 1958. Biological aspects of symbiotic nitrogen fixation. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 8:48. Berlin: Springer.
4. Anfinsen, C. B. 1959. *The molecular basis of evolution.* New York: Wiley.
5. Aslam, M., R. C. Huffaker, and R. L. Travis. 1973. The interaction of respiration and photosynthesis in induction of nitrate reductase activity. *Plant Physiol.* 52:137.
6. Banath, C. L., E. A. N. Greenwood, and J. F. Loneragen. 1966. Effects of calcium deficiency on symbiotic nitrogen fixation. *Plant Physiol.* 41:760.
7. Beevers, H., L. E. Schrader, D. Flesher, and R. H. Hageman. 1965. The role of light and nitrate in the induction of nitrate reductase in radish cotyledons and maize seedlings. *Plant Physiol.* 40:691.

8. Berg, P., and E. J. Ofengand. 1958. An enzymatic mechanism for linking amino acids to RNA. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 44:78.
9. Bollard, E. G. 1959. Urease, urea and ureides in plants. *Symp. Soc. Exptl. Biol.* 13:304.
10. Dalling, M. J., D. P. Hucklesby, and R. H. Hageman. 1973. A comparison of nitrite reductase enzymes from green leaves, scutella, and roots of corn (*Zea mays* L.). *Plant Physiol.* 51:481.
11. Danielson, C. E. 1951. The breakdown of high molecular reserve proteins of peas during germination. *Acta Chem. Scand.* 5:551.
12. Dart, P. J. 1971. Scanning electron microscopy of plant roots. *J. Exptl. Bot.* 22:163.
13. Davies, D. D., J. Giovanelli, and T. Rees. 1964. *Plant biochemistry.* Oxford: Blackwell Scientific Publications.
14. Epstein, E. 1965. Mineral metabolism. In J. Bonner and J. E. Varner, eds., *Plant biochemistry.* New York: Academic Press.
15. Esposito, R. G., and P. W. Wilson. 1956. Trace metals in the nutrition of *Azotobacter vinelandii* O. *Biochim. Biophys. Acta* 22:186.
16. Evans, H. J., and M. Kliewer. 1964. Vitamin B_{12} compounds in relation to the requirements of cobalt for higher plants and nitrogen-fixing organisms. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 112:735.
17. Evans, H. J., and A. Nason. 1953. Pyridine nucleotide-nitrate reductase from extracts of higher plants. *Plant Physiol.* 28:233.
18. Folkes, B. F. 1959. The position of amino acids in the assimilation of nitrogen and the synthesis of proteins in plants. *S.E.B. Symposia* 13:126.
19. Folkes, B. F., and E. W. Yemm. 1958. The respiration of barley plants. X. Respiration and the metabolism of amino acids and proteins in germinating grain. *New Phytologist* 57:106.
20. Frear, D. S., and R. C. Burrell. 1955. Spectrophotometric method for determining hydroxylamine reductase activity in higher plants. *Anal. Chem.* 27:1664.
21. Gest, H., J. Judis, and H. D. Peck. 1956. Reduction of molecular nitrogen and relationships with photosynthesis and hydrogen metabolism. pp. 298–315. In W. D. McElroy and B. Glass, eds., *Inorganic nitrogen metabolism.* Baltimore, Md.: Johns Hopkins Press.
22. Goodwin, T. W., and E. I. Mercer. 1973. *Introduction to plant biochemistry.* New York: Pergamon Press.
23. Hageman, R. H., and D. Flesher. 1960. Nitrate reductase activity in corn seedlings as affected by light and nitrate content of nutrient medium. *Plant Physiol.* 35:700.
24. Harris, G. P. 1954. Amino acids as sources of nitrogen for the growth of isolated oat embryos. *New Phytologist* 55:253.
25. Hattori, A. 1957. Studies on the metabolism of urea and other nitrogenous compounds by nitrogen-starved cells. *J. Biochem.* (Tokyo) 44:253.
26. Hattori, A. 1958. Studies on the metabolism of urea of other nitrogenous compounds in *Chlorella ellipsoida.* II. Changes in levels of amino acids and amides during the assimilation of ammonia and urea by nitrogen-starved cells. *J. Biochem.* (Tokyo) 45:57.
27. Hattori, A., and J. Myers. 1966. Reduction of nitrate and nitrite by subcellular preparations of *Anabaena cylindrica.* I. Reduction of nitrite to ammonia. *Plant Physiol.* 41:1031.

28. Hewitt, E. J., and M. M. R. K. Afridi. 1959. Adaptive synthesis of nitrate reductase in higher plants. *Nature* 183:57.
29. Hinsvark, O. N., S. H. Wittwer, and H. B. Tukey. 1953. The metabolism of foliar-applied urea. I. Relative rates of $C^{14}O_2$ production by certain vegetable plants treated with labeled urea. *Plant Physiol.* 28:70.
30. Kannangara, C. G., and H. W. Woolhouse. 1967. The role of carbon dioxide, light and nitrate in the synthesis and degradation of nitrate reductase in leaves of *Perilla frutescens*. *New Phytol.* 66:553.
31. Kemp, J. D., D. E. Atkinson, A. Ehret, and R. A. Lazzarini. 1963. Evidence for the identity of the nicotinamide adenine dinucleotide phosphate-specific sulfite and nitrite reductases of *Escherichia coli*. *J. Biol. Chem.* 238:3466.
32. Lee, S. B., and P. W. Wilson. 1943. Hydrogenase and nitrogen fixation of *Azotobacter*. *J. Biol. Chem.* 151:377.
33. Loomis, W. E., and P. K. Stumpf. 1958. Transamination and transamidation. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 8:249.
34. Medina, A., and D. J. D. Nicholas. 1957. Metallo-enzymes in the reduction of nitrite to ammonia in *Neurospora*. *Biochim. Biophys. Acta* 25:138.
35. Nason, A., and H. J. Evans. 1954. Triphosphopyridine nucleatide-nitrate reductase in *Neurospora*. *J. Biol. Chem.* 202:655.
36. Nicholas, D. J. D., and A. Nason. 1954. Mechanism of action of nitrate reductase from *Neurospora*. *J. Biol. Chem.* 211:183.
37. Nicholas, D. J. D., and A. Nason. 1955. Role of molybdenum as a constituent of nitrate reductase from soybean leaves. *Plant Physiol.* 30:135.
38. Nightingale, G. T., L. G. Schermerhorn, and W. R. Robbins. 1928. *The growth status of the tomato as correlated with organic nitrogen and carbohydrates in roots, stems and leaves.* N. J. Agr. Epxtl. Sta. Bull. 461.
39. Oaks, A., and H. Beevers. 1964. The requirement for organic nitrogen in *Zea mays* embryos. *Plant Physiol.* 39:37.
40. Paulsen, G. M., and J. E. Harper. 1968. Evidence for a role of calcium in nitrate assimilation in wheat seedlings. *Plant Physiol.* 43:775.
41. Phillips, D. A., R. M. Daniel, C. A. Appleby, and H. J. Evans. 1973. Isolation from *Rhizobium* of factors which transfer electrons to soybean nitrogenase. *Plant Physiol.* 51:136.
42. Phillips, D. A., R. L. Howard, and H. J. Evans. 1973. Studies on the genetic control of a nitrogenase component in leguminous root nodules. *Physiol. Plant.* 28:248.
43. Ritenour, G. L., K. W. Joy, J. Bunning, and R. H. Hageman. 1967. Intracellular localization of nitrate reductase, nitrite reductase, and glutamic acid dehydrogenase in green leaf tissue. *Plant Physiol.* 42:233.
44. Schweet, R. S., F. C. Bovard, E. Allen, and F. Glassman. 1958. The incorporation of amino acids into ribonucleic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 44:173.
45. Smillie, R. M., and B. Entach. 1971. Phytoflavin. In A. San Pietro, ed., *Methods in enzymology*, vol. 23. New York: Academic Press.
46. Stevens, S. E., and C. Van Baalen. 1973. Characteristics of nitrate reduction in a mutant of the blue-green alga *Agmenellum quadruplicatum*. *Plant Physiol.* 51:350.
47. Stiles, W. 1961. *Trace elements in plants*, 3rd ed., Cambridge: University Press.
48. Stiller, M. 1966. Hydrogenase mediated nitrite reduction in *Chlorella*. *Plant Physiol.* 41:348.
49. Stiller, M., and J. K. H. Lee. 1964. Hydrogenase activity in *Chlorella*. *Biochim. Biophys. Acta* 93:174.

50. Street, H. E., and D. E. G. Sheat. 1958. The absorption and availability of nitrate and ammonia. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 8:150. Berlin: Springer.
51. Tanner, J. W., and J. C. Anderson. 1964. External effect of combined nitrogen on nodulation. *Plant Physiol.* 39:1039.
52. Thimann, K. V. 1939. The physiology of nodule formation. *Trans. Third. Comm. Intern. Soc. Soil Sci.* New Brunswick, N.J. 24–28.
53. Tiedjens, V. A. 1934. Factors affecting assimilation of ammonia and nitrate nitrogen particularly in tomato and apple. *Plant Physiol.* 9:31.
54. Tiedjens, V. A., and M. A. Blake. 1932. *Factors affecting the use of nitrate and ammonium nitrate by apple trees.* N. J. Agr. Exptl. Sta. Bull. 547.
55. Travis, R. L., W. R. Jordan, and R. C. Huffaker. 1970. Light and nitrate requirements for induction of nitrate reductase activity in *Hordeum vulgare. Physiol. Plant.* 23:678.
56. Travis, R. L., and J. L. Key. 1971. Correlation between polyribosome level and the ability to induce nitrate reductase in dark-grown corn seedlings. *Plant Physiol.* 48:617.
57. Verhoeven, W. 1956. Some remarks on nitrate and nitrite metabolism in microorganisms. pp. 61–86. In W. D. McElroy and B. Glass, eds., *Inorganic nitrogen metabolism.* Baltimore, Md.: Johns Hopkins Press.
58. Virtanen, A. I., J. Erkama, and H. Linkola. 1947. On the relation between nitrogen fixation and leghaemoglobin content of leguminous root nodules. II. *Acta Chem. Scand.* 1:861.
59. Virtanen, A. I., and J. K. Miettinen. 1963. Biological nitrogen fixation. In F. C. Steward, ed., *Plant physiology.* New York: Academic Press.
60. Virtanen, A. I., and J. Tarnanen. 1932. Die enzymatische Spaltung und Synthese der Asparaginsäune. *Biochem. Z.* 250:193.
61. Walker, J. B. 1952. Arginosuccinic acid from *Chlorella pyrenoidosa. Proc. Natl. Acad. Sci.* 38:561.
62. Wallace, W. 1973. The distribution and characteristics of nitrate reductase and glutamate dehydrogenase in the maize seedling. *Plant Physiol.* 52:191.
63. Watson, J. D., and F. H. C. Crick. 1953. Molecular structure of nucleic acids. *Nature* 171:737.
64. Webster, G. C. 1959. *Nitrogen metabolism in plants.* New York: Row, Peterson.
65. Webster, G. C., J. E. Varner, and A. N. Gansa. 1955. Conversion of carbon-14-labeled urea into amino acids in leaves. *Plant Physiol.* 30:372.
66. White, P. R. 1937. Amino acids in the nutrition of excised tomato roots. *Plant Physiol.* 12:793.
67. Wilson, D. G., K. W. King, and R. H. Burris. 1954. Transamination in plants. *J. Biol. Chem.* 208: 863.
68. Wilson, P. W. 1940. *The biochemistry of symbiotic nitrogen fixation.* Madison: University of Wisconsin Press.
69. Wilson, P. W. 1958. Asymbiotic nitrogen fixation. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 8:9. Berlin: Springer.
70. Wilson, P. W., and C. J. Lind. 1943. Carbon monoxide inhibition of *Azotobacter* in microrespiration experiments. *J. Bacter.* 45:219.
71. Wilson, P. W., and W. W. Umbreit. 1937. Mechanism of symbiotic nitrogen fixation. III. Hydrogen as a specific inhibitor. *Arch. Mikrobiol.* 8:440.
72. Wilson, P. W., W. W. Umbreit, and S. B. Lee. 1938 Mechanism of symbiotic nitrogen fixation. IV. Specific inhibition by hydrogen. *Biochem. J.* 32:2084.

73. Wipf, L., and D. C. Cooper. 1938. Chromosome numbers in nodules and roots of red clover, common vetch and garden peas. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 24:87.
74. Wipf, L., and D. C. Cooper. 1940. Somatic doubling of chromosomes and nodular infection in certain *Leguminosae*. *Am. J. Botan.* 27:821.
75. Zucker, M., and A. Nason. 1955. A pyridine nucleotide-hydroxylamine reductase from *Neurospora*. *J. Biol. Chem.* 213:463.



خلية الأليرون بعد 36 ساعة من الإنبات. أجسام دهنية (بيضاء) وحبوب الألرون (سوداء) أكثر وضوحاً من المركبات الأخرى.

From E.L. Vigil and M. Ruddat 1973. Plant physiology 51 549-558.

الفصل السابع عشر

هرمونات النمو الطبيعية The natural growth hormones

مـقـدمـة Introduction

أصبح الآن من المعروف أن معظم اذا لم يكن جميع النشاطات الفسيولوجية فى النبـات تنظمهـا مجموعـة من مواد كيماويـة تسـمى الهرمونـاتhormones. وجود الهرمونات المنظمة للنمو في النبات أول من أقترحها يوليوس فون ساكس Julius von sachs فى المنتصف الأخير من القـرن التاسع عشر. أقتـرح ساكس وجود مواد مكونة للاعضاء فى النبات. هذه المواد تتكون فى الأوراق وتنتقـل إلى أسفل النبات. هذا العالم الشهير إستطاع أن يتوقع الدراسات المكثفة علـى الهرومونات النباتية خلال القرن العشرين.

عندما كان ساكس يضع نظرياته على التحكم فى النمو، كان عالما آخراً مشهوراً يدرس الحركة في النبات. شارلس دارون Charles darwin مشهور اكثر من نظريته فى التطور درس تأثير الجاذبية الأرضية والأضاءة من الجانب الواحد على الحركة فى النبات. كما فعل ساكس إقترح دارون أن النمو فى النبات يمكن ان يكون تحت تحكم مواد خاصة. إستطاع دارون أن يوضح أن إنحناء الجذور والسوق تحت تأثير الضوء والجاذبية تتحكم فيه القمة النامية، هذا التأثير ينتقل الى إجزاء النبات الأخرى. إستخلص دارون من تجاربه أن عندما تعرض البادرات إلى الضوء من جهة واحدة فإن مؤثر ينتقل من القمة إلى الاجزاء السفلى ويسبب فيها الإنحناء. من ناحية التنحية الارضية فى الجذور فانه يعتقد أن القمة النامية وحدها التى تتأثر ثم ترسل مؤثر إلى الاجزاء المتصلة بها وتسبب فيها الإنحناء إلى تحت. هذه المعلومات أخذت من كتاب دارون البهيج قوة الحركة فى النبات the power of movement in plants (51).

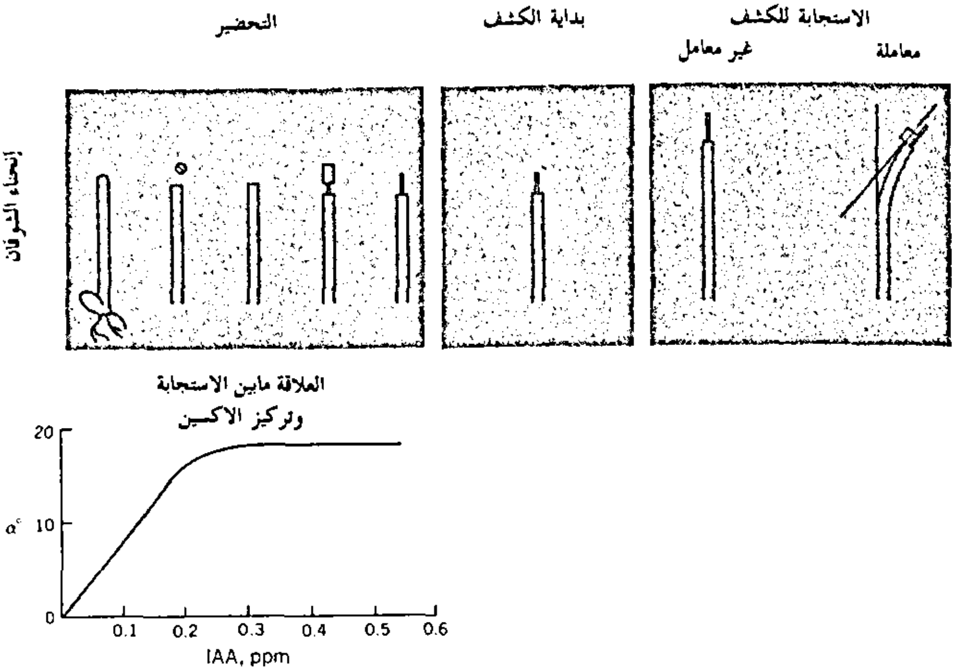
إستعمل دارون فى تجاربه أعشاب الكنارى phalaris canriensis. هذا النبات فى أطواره الأولى يضع أمامه ورقة أنبوبية coleoptile التى تحوى الورقة الاولى.

وجد دارون أنه إذا عرضت قمة هذه الورقة الإنبوبية إلى الضوء من جهة واحدة فانها تنحنى نحو الضوء. إما اذا غطيت قمة البادرة حتى لا يصلها الضوء فانها لا تنحنى وتفقد الورقة حساسيتها للضوء.

فى بداية القرن العشرين وضح العالم بويسن جنسن Boysen jensen طبيعة المواد المنظمة للنمو فى النبات (29،30،31)، عندما قطع البادرة بضع مليمترات من القمة، ثم وضع مكان القمة قطعة من الجلاتين وفوقها وضع القمة وعرضها للضوء من جهة واحدة فوجد ان البادرة تنحنى ناحية الضوء كما لو كانت غير مقطوعة. وقد أوضح بويسن جنسن أن فى الإمكان التدخل فى الإنحناء ناحية الضوء بقطع جزأ عرضى تحت القمة فى الناحية المظلمة من البادرة المعرضة للضوء من ناحية واحدة ووضع قطعة من المايكا فى مكان القطع فى هذه الحالة لا يحدث إنحناء. إذا وضعت قطعة المايكا من ناحية الضوء فانها لا تؤثر فى الإنحناء ناحية الضوء. هذا يثبت أن المؤثر ينتقل إلى أسفل من الناحية المظلمة فى البادرة.

مع أن بويسن جنسن أوضح أن مادة تتكون فى القمة هى المسئولة عن الإنحناء ناحية الضوء فى البادرات المعرضة للضوء من ناحية واحدة، لم يدعى أن هذه المادة هى منظمة للنمو. بال Paal (129) قطع قمة البادرة ووضعها على جانب واحد من البادرة المقطوعة، اكتشف أن البادرة تنحنى إلى الجهة الاخرى من قمة البادرة حتى فى الظلام. تجارب بال أوضحت أن مادة تتسرب من القمة وتسبب زيادة نمو الخلايا تحتها.

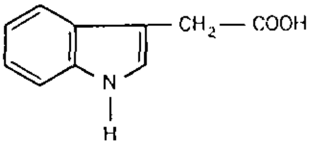
الخطوة التالية يجب أن تكون فصل هذه المادة من النبات لتوضيح تأثيرها فى زيادة النمو فى النبات. هذه الخطوة المهمة قام بها العالم الهولندى ونت F. W. Went. لقد وضع قمم بادرات مقطوعة حديثا على مربعات صغيرة من الآجار لمدة محدودة من الزمن، ثم وضع قطع الآجار جانبيا على بادرات مقطوعة القمة لمدة ساعتين فى الظلام. البادرات أنحنت كما لو وضعت قمم بدل مكعبات الآجار. لقد طور طريقة لقياس كمية المادة النشطة فى قمم البادرات. معناها وضع طريقة للكشف على الأكسين. ونت وجد أن زاوية إنحناء البادرة تتناسب



شكل 17-1 : رسم تخطيطي يوضح كشف إنحناء بادرات الشوفان.
(Redrawn from L.J. Audus. 1959. Plant growth substances. New York: Interscience Publishers.)

لحداً معينا مع كمية المادة النشطة فى مكعبات الآجار (شكل 17-1). أستعمل فى هذا الكشف بادرات الشوفان، فلهذا سمى «كشف إنحناء الشوفان» "avena curvature test".

جرّب كشف الشوفان على أنواع كثيرة من المواد، أوضحت النتائج أن بول الإنسان غنى بمواد النمو. كوجل وهاجن سمت Kögl and Haagen Smit (102) ركزا هذا الهرمون من 33 جالون من بول الإنسان فى سلسلة من عمليات التنقية وفى كل عملية من عمليات التنقية كانا يقومان بالكشف بطريقة إنحناء الشوفان.



الأندول 3 حامض الخليك IAA

بعد عمليات التبخير والتقطير تحت ضغط منخفض حصلا على 40 مليجرام من البلورات التى لها تأثير 5000 مرة اكثر من البول العادى، المادة المنتجة اعطيت اسم اكسين أ auxin- A (auxentriolic acid).

باستعمال تقريبا نفس طريقة الإستخلاص فصلا كوجل وهاجن سمت (101) مادة نشطة أخرى من زيت الذرة، هذه المادة وجدت مشابه جدا فى التركيب والنشاط للأكسين أ واعطيت اسم أكسين ب auxin- B (auxenolonic acid). فى نفس السنة مادة أخرى فصلت من بول الإنسان. بإعادة طريقة الفصل الاولى من البول وعلى مستوى أكبر وباستعمال طريقة إمتصاص الفحم النباتى لفصل المادة النشطة. كوجل وهاجن سمت وأرسلبن (103) فصلوا المركب هتراكسين heteroauxin (أكسين آخر) وهو ما يعرف اليوم بالاندول 3 حامض الخليك indole -3- acetic acid وهو فى العادة يعطى الرمز IAA، هذا لم يكن مركب جديد ولكنه أكتشف وفصل من التخمر فى سنة 1885 من قبل العالمان سالكويسكى E. and H. Salkowski مع ذلك لم يعرف النشاط الحيوى لهذا المركب فى ذلك الوقت.

اليوم هناك شك كبير فى وجود الاكسين أ والاكسين ب لأن منذ استخلاصهما من قبل كوجل وزملائه أكسين أ واكسين ب لم يفصلا ابداً مرة أخرى. وبالعكس إندول 3 حامض الخليك فصل وبلور عدة مرات ومن مصادر مختلفة ومن قبل علماء مختلفون.

تعريفات Definitions

منذ إكتشاف خواص الأكسين الكيميائية هناك بحوث عديدة فى مجال منظمات النمو النباتية. ليس فى حاجة للذكر نتائج هذه البحوث الكثيرة أنتجت عدد من المركبات الصناعية والطبيعية لها صفات IAA فى نشاطها الفسيولوجى. فى معظم الأحيان المركبات الصناعية تشبه كيمائيا الأكسين الطبيعى. كذلك مركبات كثيرة أكتشفت لها تأثير يعاكس تأثير منظمات النمو. لكثرة عدد

المركبات النشطة سببت حيرة فى التسمية، كونت الجمعية الامريكية لوظائف أعضاء النبات لجنة إقترحت التعريفات التالية (170):

1 — منظمات النبات plant regulators مركبات عضوية غير المواد المغذية، الذى فى كميات صغيرة تزيد أو تنقص أو تغير فى عملية فسيولوجية فى النبات.

2 — الهرمونات النباتية plant hormones (هرمونات الحياة phytohormones) هى منظمات ينتجها النبات التى فى تركيزات قليلة تنظم العمليات الفسيولوجية فى النبات. الهرمونات تتحرك داخل النبات من مكان إنتاجها إلى مكان تأثيرها

3 — منظمات النمو growth regulators (مواد النمو growth substances) هى منظمات تؤثر فى النمو.

4 — هرمونات النمو growth hormones هى هرمونات تنظم النمو.

5 — منظمات التزهير flowering regulators هى مُنَظِّمات تنظم التزهير.

6 — هرمونات التزهير flowering hormones هى هرمونات تسبب تكوين منشأ الأزهار أو تزيد من تطوره.

7 — أكسين auxin يطلق بصفة عامة على المركب الذى له القدرة على تسبب زيادة طول خلايا الساق. وهى تشبه الاندول -3- حامض الخليك فى تأثيره الفسيولوجى. الأكسين يمكن وبصفة عامة أن يؤثر فى عمليات أخرى إلى جانب الإطالة. ولكن الاطالة أخذت كقياس. الاكسينات بصفة عامة أحماض تحتوى على دوائر غير مشبعة أو مشتقات من هذه الاحماض.

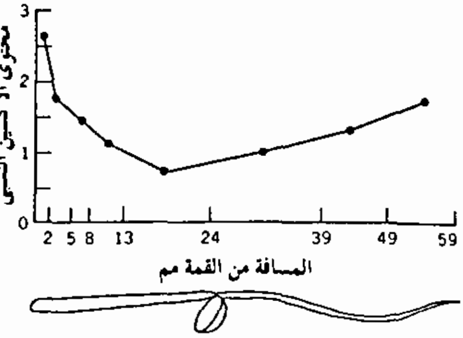
8 — مواد أولية للأكسين auxin precursors وهى مركبات يمكن أن تتحول إلى اكسينات داخل النبات.

9 — مضادات الاكسين antiauxins هى مركبات تثبط بالتنافس تأثير الأكسين.

توزيع الاكسين فى النبات Distribution of auxin in the plant

أعلا تركيزات للأكسين توجد فى القمم النامية للنبات، كما فى قمم البادرات وفى البراعم وفى القمم النامية للأوراق والجذور، مع ذلك الاكسين يوجد متوزع داخل النبات بدون شك منتقلا من المناطق المرستيمية. هذا أوضحه تايمان Thimann (161) عندما عين كمية الأكسين فى أجزاء مختلفة من بادرة الشوفان (شكل 17-2). تركيز الأكسين يتناقص بالبعد عن القمة النامية ناحية قاعدة البادرة. أعلا كمية موجوده فى القمة واقلها فى القاعدة، بالاستمرار من القاعدة خلال الجذر هناك زيادة مستمرة فى محتوى الأكسين إلى حين وصول أعلا نقطة فى قمة الجذر. كمية الاكسين الموجودة فى قمة الجذر لا يمكن مقارنتها بكمية الأكسين الموجودة فى قمة البادرة. منذ بحوث تايمان الاولى دراسات عديدة (167-171) عملت على توزيع الاكسين كلها تؤكد على إنتشار الاكسين داخل النبات.

دراسة تايمان على توزيع الأكسين وحديثا دراسة آخرين أوضحت أن الأكسين موجود فى النبات فى صورتين مختلفتين، واحدة سهلة الإستخلاص بطريقة الانتشار والاخرى صعبة الأستخلاص ويجب إستعمال المذيبات العضوية لاستخلاصها. الاكسين سهل الاستخلاص يعرف بالاكسين الحر free auxin والآخر صعب الاستخلاص يعرف بالاكسين المربوط bound auxin. لقد أصبح معروفا الآن أن الأكسين المربوط هو النشط فى النمو والاكسين الحرّ هو زيادة لمعادلة الاكسين المربوط. يعتقد أن هناك شكل ثالث من الأكسين (13) هذا الاكسين يحتاج إلى قوة اكثر لاستخلاصه من النبات من الانتشار أو الاستخلاص فى المذيبات العضوية. مثلا تسخين أوراق السبانخ spinach فى محلول قلوى ضعيف أو المعاملة بالانزيمات التى تكسر البروتين (التى يمكن أن يكون من الأكسين مربوطا بها) تعطى كمية اكبر من الأكسين من طريقة الاستخلاص بالمذيبات العضوية. من هذا يتضح أن الاكسين موجود داخل النبات فى صورتين نشطتين أو اكثر. يمكن أن تكون مركبات مع البروتين.



شكل 2-17: توزيع الاكسين فى بادرات الشوفان النامية فى الظلام

(After K.V. Thimann. 1934. J. Gen. Physiol. 18:23. Redrawn from A.C. Leopold. 1955. Auxin and plant growth Los Angeles: University of California Press.)

إلى هذا الحد يعتقد ان الأكسين فى النبات موجود حراً فى حالته غير النشطة ومربوطا فى حالته النشطة وبين الحالتين يوجد تعادل. يمكن وجود صور عديدة مختلفة للاكسين المربوط. من المعلومات السابقة يمكن الإستخلاص أن النمو وبدايته وتنظيمه يمكن أن تتحكم فيه ظروف مختلفة من المعادلة بين الاكسين الحرّ والاكسين المربوط فى مراكز مختلفة من نمو النبات. تقريبا الاكسين ينتقل فى صورته الحرة من مكان إنتاجه إلى مكان تأثيره.

إنتقال الأكسين Translocation of auxin

موضوع إنتقال الأكسين فى النبات شغل به العلماء أنفسهم لمدة طويلة ولم يصلوا إلى حل نهائى. تجارب دارون وبويسن جنسن أوضحت إنتقال المؤثر النشط من القمة إلى القاعدة فى البادرات قاد باحثون آخرون للإفتراض أن إنتقال هذا المحفز عموديا. تجارب ونت (177) وباير Beyer (15) فى دراستهم للأكسين المبكرة كانت من انصار هذا الإعتقاد، ولسنوات عديدة يعتقد أن الأكسين ينتقل فى النبات عموديا فقط. لقد أعتقد أن الاكسين ينتقل إلى تحت أى أن من القمة إلى القاعدة.

يعقوب Jacobs (98) إنتقد نظرية إنتقال الأكسين إلى اسفل فقط. وجد أن فى قطع سيقان نبات الكوليس coleus نسبة الأكسين المنتقل من أعلا إلى أسفل إلى نسبة الاكسين المنتقل من اسفل إلى إعلى 1:3 مع الإنتقال من أسفل إلى أعلا

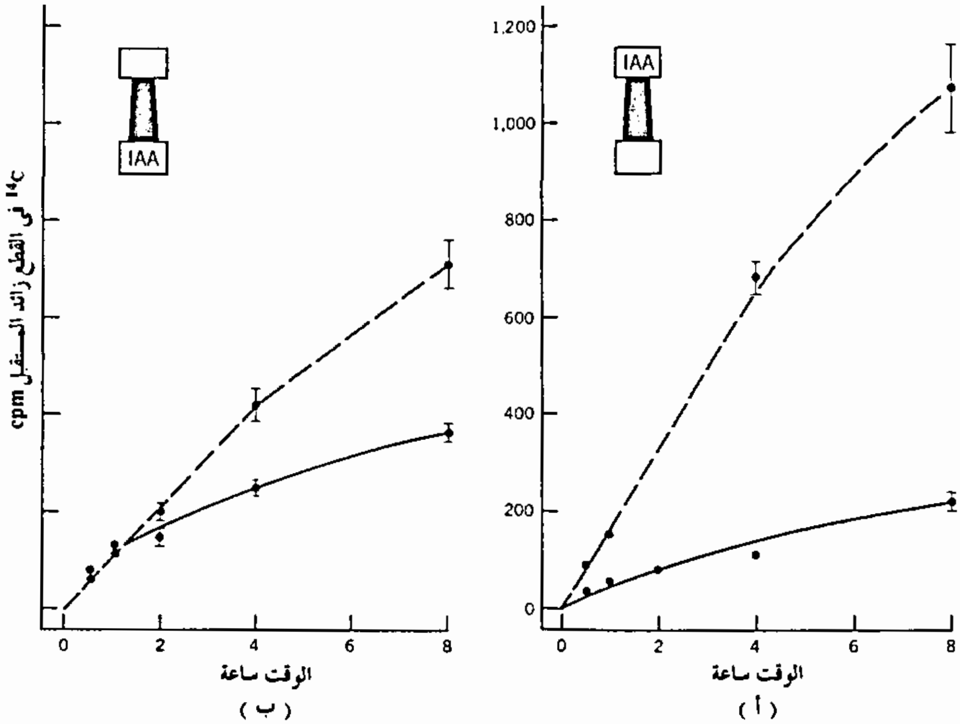
حوالى ثلث الكمية المتنقلة من أعلا إلى أسفل ولكنه حقيقى وهام. كذلك بعض الاكسين المنتج فى الأوراق ينتقل داخل أنسجة اللحاء إلى اجزاء النبات الاخرى (13) هذا النوع من الانتقال بالتأكيد غير عموديا. واخيراً فى دراسات عديدة (74، 75، 113) أوضح جولد سميث Goldsmith أن الاكسين ينتقل من اسفل إلى أعلا كما ينتقل من اعلا إلى أسفل مع أن الانتقال من اعلا إلى اسفل يفضل اكثر.

إنتقال الأكسين فى أنسجة النبات يحدث بسرعة كبيرة. ولو تركنا الإنتشار وهو الطريقة الرئيسية لإنتقال الاكسين كذلك فضلنا طريقة أخرى غير الإنتشار أو بالزيادة مع الإنتشار الحقيقة أن الاكسين ينتقل ضد تركيزاته العالية. سرعة انتقال الاكسين المسجلة فى الراجح تختلف باختلاف نوع النبات المستعمل وظروف التجربة. السرعة تقريبا من 6.4 مم/ساعة إلى 26 مم/ساعة قد سجلت (133، 134، 135).

الطريقة الحقيقية لإنتقال الأكسين مازالت مثار إختلاف. مجموعة من العلماء تعتقد ان اختلاف الشحنة الكهربائية مابين القمة والقاعدة للبادرة تتحكم فى انتقال الأكسين (115، 146). القاعدة فى بادرة الشوفان مشحونة موجبة اكثر من القمة وكذلك الجزأ المظلم فى البادرة المعرضة للضوء من جهة واحدة مشحون موجبا اكثر من الجهة المضاءة، وفى البادرة الموضوعة موازية للأرض الجزأ السفلى مشحونا موجبا أكثر من الجزأ العلوى. فى كل هذه الاوضاع إنتقال الأكسين يحدث نحو الشحنة الموجبة الأكبر. الاعتراض الوحيد والمهم على هذه القاعدة هو أن إذا وضعت البادرة تحت مجال كهربائى عرضى فانها تنحنى جهة الشحنة الموجبة (146). هذا عكس ما يحدث فى الحركة الطبيعية للبادرات وهى ناحية الشحنة السالبة.

جريجورى وهنكوك Gregory and Hancock (83) اقترحا أن إنتقال الاكسين يمكن تتحكم فيه لدرجة ما النشاطات الحيوية فى الخلية، هذا يعنى أن الطاقة تلعب دوراً فى هذا المجال. وجدا أن غياب الأكسجين يثبط إنتقال الأكسين، وكذلك وجود المثبطات الحيوية.

من الواضح من بحوث على قطاعات باذرات الشوفان أن معظم حركة الأكسين في النبات تحدث بطريقتين مختلفتين، واحدة تعتمد على الطاقة الحيوية والاخرى بالانتشار البسيط (75،74). الانتقال إلى اسفل في قطاعات بادرات الشوفان يحدث نتيجة الانتشار والنشاط الحيوى بينما الانتقال إلى أعلا يحدث بالانتشار العادى. هذا يمكن توضيحه بمقارنة حركة الأكسين فى قطع الشوفان تحت الجوّ العادى وفي غياب الأكسين. لو وضعنا قطعة إسطوانية من بادرة الشوفان مابين مكعبين للآجار العلوى يحتوى أكسين والسفلى لا يحتوى أكسين فان الأكسين ينتقل إلى القالب السفلى. مع أن لو أعيدت التجربة تحت غياب الأكسجين، إنتقال الاكسين إلى أسفل يقف وكل إنتقال الاكسين يحدث بالأنتشار (74). مقارنة لانتقال الأكسين من أعلا إلى اسفل ومن أسفل



شكل 3-17 : مقارنة لتاثير الحالة الهوائية (خط متقطع) «أ» الحالة الغير هوائية (خط متصل) على الامتصاص الكلى لقطع البادرات من مصدر علوى أو سفلى يحتوى على ^{14}C كاربكسيل نشط IAA (10^{-5}M)
(After M. H. M. Goldsmith 1966. Plant Physiol. 41:15.)

إلى أعلا فى الجوّ العادى وفى غياب الاكسجين موضح فى شكل 17-3. لاحظ فى شكل 17-3 تحت غياب الاكسجين أن الانتقال من أعلا إلى أسفل لا يختلف كثيراً على الانتقال من أسفل إلى أعلا.

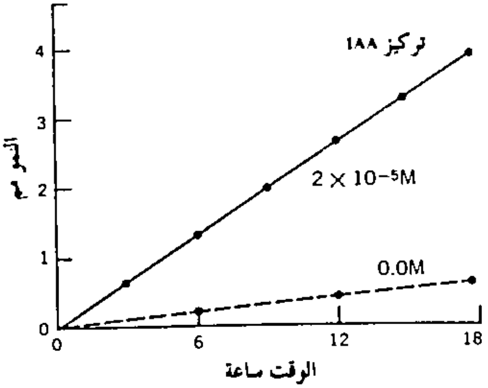
إنتقال الأكسين فى المجموع الجذرى كذلك عموديا. انتقال الأكسين فى الجذور ليس كما هو فى المجموع الخضرى معظمه من أسفل إلى اعلا أو بعيداً عن القمة النامية (185). أهمية هذا الاختلاف ما بين الجذور والسوق غير واضح، ولكن يظهر فى الحالتين أن الاكسين ينتقل اساساً بعيداً عن موقع إنتاجه.

تأثيراته الفسيولوجية Physiological effects

منذ إكتشاف الأكسين والتعرف عليه كهرمون للنمو، معلومات كثيرة تراكمت تصف تأثيراته على نمو النبات. فى بعض الحالات الاكسين يحفز النمو وفى أخرى يثبط النمو، وفى حالات أخرى وجوده ضروريا لنشاط الهرمونات الأخرى (السيتوكينين والجبرلين). لا نحتاج لذكر أن مناقشة النشاطات الفسيولوجية للأكسين لا يمكن حصرها فى هذا الكتاب. سنناقش فقط علاقة الاكسين فى أ- إطالة الخلية ب- التنحية الضوئية جـ- التنحية الارضية د-السيادة الطرفية هـ- تكوين الجذور و- إنتاج الثمار بدون بذور ز- سقوط الاوراق والثمار ح- تكوين الاورام ك- التنفس.

إطالة الخلية Cell elongation

فى مناقشة سابقة فى هذا الكتاب، تكلمنا على الحالة الأسموزية فى الخلية الحية. وعرفنا أن غشاء الخلية وغشاء الفجوة العصارية اختيارية النفاذية وأن مذابات نشطة اسموزيا موجودة فى عصارة الخلية وفى السيتوبلازم. وقد ذكرنا أن تعادلا أسموزيا واقعا داخل الخلية، عندما تضغط محتويات الخلية على الجدار فانه يضغط عليها بنفس القوة. يعتقد أن الاكسين يمكن أن يغير الحالة المسببة فى التعادل كضغط الجدار أو التركيز الاسموزى، يزيد من إطالة الخلايا.



شكل 4-17 : نمو قطع بادرات الشوفان فى وجود الاكسين وبدونه. عند البداية طول القطع 5,0 مم.
(Reproduced from P.M. Klein (ed). Plant growth regulation. Ames, Iowa: Iowa University Press.)

فى معظم الدراسات على تأثير الأكسين فى إطالة الخلايا استعمل فيها اجزاء مقطوعة من النبات (مثلا قطع بادرات الشوفان أو اجزاء الجذور المقطوعة) لايوجد فيها انتاج للاكسين. اجزاء النبات المستعملة بهذا الشكل تمثل وضعاً مثاليا لقياس تأثير الاكسين على إطالة الخلية. تأثير الاكسين المعطى من الخارج يمكن قياسه بدون تدخل من الاكسين المنتج داخليا.

فى دراسة لتأثير الاكسين فى اطالة الخلية فى قطاعات من بادرات الشوفان بونر Bonner (22،24) وجد أن إطالة الخلايا يحدث قليلا جداً فى غياب الأكسين المعطى من الخارج (شكل 4-17). باستعمال المثبطات المنافسة للأكسين وجد ان عدم إطالة الخلايا لايرجع إلى وجود بقايا من الاكسين فى قطع الشوفان.

من الملاحظة فى شكل 4-17 أن تجاوب قطع الشوفان للتركيزات العالية من الأكسين عاليا جداً. بسبب فى بعض الأحيان سرعة إطالة تساوى عشرة أضعاف سرعة إطالة فى غياب الأكسين (23).

لقد سبق أن ذكرنا أن تأثير الأكسين فى إطالة الخلايا يمكن أن يكون خلال تغير فى الوضع الاسموزى للخلية. كيف يتم هذا؟ النظريات المقترحة من البحوث الهامة فى هذا المجال تقول أن الأكسين يمكن أ- يزيد من محتويات الخلية الاسموزية. ب- يزيد نفاذية الخلية للماء. جـ- يسبب نقصاً فى ضغط الجدار. د- يسبب زيادة فى تخليق الجدار. هـ- يسبب تخليق حامض نووى خاص (RNA) وبروتين (انزيم) الذى بدروه يزيد من بلاستيكية جدار الخلية وإطالته.

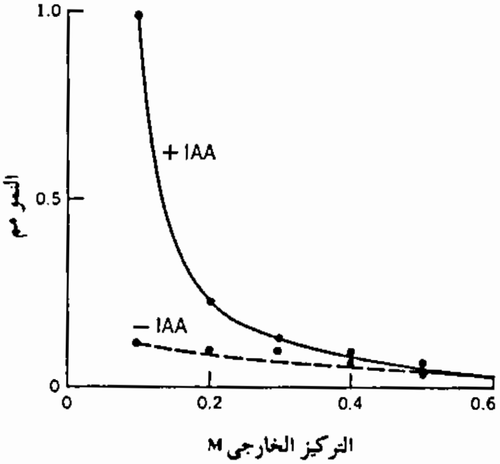
الزيادة فى المذابات الأسموزية: كمية المواد المذابة الموجودة فى عصارة الخلية يزيد فى الخلايا المعاملة بالأكسين (44) مع هذا فان التركيز الاسموزى أو تركيز المواد النشطة اسموزيا لا يزيد (14،44،68) ويمكن انها تنقص (90).

حيث أن الضغط الاسموزى لايزيد، فإنه من الصعب الإعتقاد أن زيادة الأكسين من المذابات الاسموزية النشطة وحده مسئول عن زيادة حجم الخلية. فى الحقيقة أن زيادة المذابات يمكن ان يكون نتيجة من وليس سببا فى إطالة الخلايا.

مع هذا فان أردين ومن معه Ordin et - al أعطوا دفعاً بأن الضغط الاسموزى يلعب دوراً هاماً فى إطالة الخلية. لقد وجدوا أن قطع الشوفان لا تتأثر بالأكسين عندما توضع فى محلول مساويا لها فى التركيز. النمو فى قطع بادرات الشوفان حساساً جداً اذا وضعت فى محلول أقل منها فى التركيز (شكل 17-5).

زيادة النفاذية للماء: نورترن Northern (126) لاحظ أن الأكسين ينقص من لزوجة السيتوبلازم، هذا مما جعله يعتقد أن الاكسين يمكن ان يحلل بروتين السيتوبلازم. هذا التحلل يطلق مواد نشطة أسموزيا فى السيتوبلازم مما يزيد الضغط الاسموزى والذى يزيد بدوره إنتشار الماء داخل الخلية.

فى مراجعة حديثة للبحوث (44) إنتقد الإعتقاد بأن الاكسين يزيد فى نفاذية



شكل 17-5: نمو قطع بادرات الشوفان كتأثير لتركيزات إسموزية مختلفة. المذابات الأسموزية حضرت بسكروز (M0.09) وكميات مختلفة من المانيتول.

(After L. Ordin et al. 1957. Plant 48:696. Adapted by permission from R. M. Klein (ed.). 1961. Plant growth regulation. Ames, Iowa: Iowa State University Press.)

الخلايا للماء على أساس قياسات مباشرة لإمتصاص الماء المشع أوضحت أن الاكسين ليس له تأثيراً عليها.

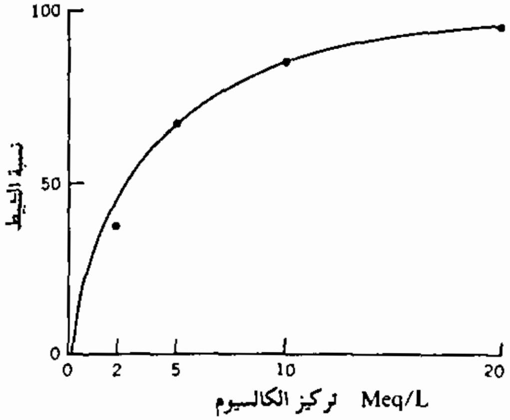
إنخفاض فى ضغط الجلر: سبق أن لاحظنا أن توجد زيادة فى كمية وليس تركيز المواد النشطة إسموزيا فى الخلايا المعاملة بالأكسين. هذا أنه لايوجد تغيير فى الضغط الاسموزى أو ضغط الانتفاخ مع أنه يوجد زيادة فى حجم الخلايا، حتى يسمح لذلك لازم من حدوث إختلاف فى خواص جذر الخلايا كنتيجة لتأثير الاكسين.

إنخفاض فى ضغط الجذر كان الاعتقاد السائد كنتيجة لتأثير الاكسين فى إطالة الخلايا. كيف يحدث هذا؟ غير واضح. فى المراحل الاولى من إطالة الخلية جذر الخلايا تصبح رقيقة (35) لو سحبت جذر الخلايا بدون تكوين مادة جديدة للجذر، مع هذا فان جذر الخلايا تصبح أغلظ فى نهاية فترة اطالة الخلية (13) هذا يبين أن مادة جدار الخلية يمكن أن تتكون بعد المراحل الاولى من الزيادة فى النمو.

لقد لوحظ أن مطاطية الخلايا (الزيادة العكسية) تزيد فى الانسجة المعاملة بالأكسين فقط اذا زادت إطالة الخلايا الغير معاكسة (44) فى غياب الزيادة فى الطول الأكسين ليس له تأثير على الخواص المطاطية لجذر الخلايا. الزيادة فى المطاطية يمكن أن تكون نتيجة لإطالة الخلايا وليس للأكسين.

الأكسين يزيد من بلاستيكية الجذر (الزيادة الغير عكسية) هذا واضح بدون نزاع فى بادرات الشوفان. وقد وضح أن بلاستيكية جذر الخلايا تزيد قبل وخلال تسبب الاكسين فى اطالة الخلايا (160). لقد اقترح أن هذا راجعاً إلى انكسار روابط الكالسيوم فى جذر الخلايا. التجارب التى اثبتت ذلك قام بها ثايمان واشنايدر Thimann and Schneider (166) وكويل وبونر Cooil and (46) Bonner انظر شكل (6-17).

الزيادة فى تخليق الجدار: مع أن لا يحدث تخليق جدر جديدة خلال تسبب



شكل 6-17 : تأثير الكالسيوم المثبط على نمو قطع بادرات الشوفان المتسبب بالأكسين يحتمل أن السبب زيادة الكالسيوم لمقاومة جدار الخلية.

(After B. Cooil and J. Bonner. 1957. Plant 48:696. Adapted by permission from *R. M. Klein* (ed.). *1961. Plant* growth regulation. Ames, Iowa: Iowa State University Press.)

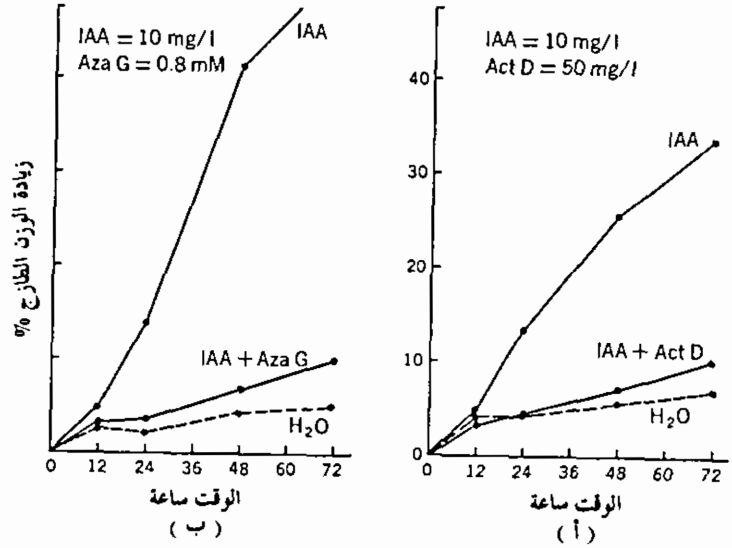
الاكسين فى إطالة الخلايا. لا يوجد دليل مقنع أن هذا يسبب فى إطالة الخلايا أو هو راجع إلى إطالة الخلية. مع أن الحقيقة أن الأكسين يزيد من سرعة التنفس وبالتالى يزيد من الطاقة المنتجة التى يمكن أن تستعمل فى تكوين مادة جدر جديدة. مرة أخرى أنه غير معروف أيهما اسبق الزيادة فى التنفس أو الزيادة فى اطالة الخلايا.

تكوين حامض نووى خاص أو تخليق بروتين: الدراسات على تأثير الاكسين فى زيادة طول جذر الخلايا تقترح أن الأكسين يؤثر فى نقطة قريبة جداً من مستوى الجينات من الواضح أن توجد علاقة بين تأثير الاكسين على الاحماض النووية والنمو، هذه العلاقة إقترحها أولا إسكوج Skoog فى 1954. منذ ذلك الوقت هناك بحوث كثيرة تساند مقترح إسكوج الذى يقول تأثير الاكسين فى تنظيم النمو له علاقة مع التغيرات الحيوية فى الاحماض النووية (45، 100، 118، 125).

الحقيقة أن الاكسين المعطى من الخارج يسبب تكوين الاحماض النووية والبروتين الجديدين فى انواع كثيرة من الأنسجة النباتية. مثلا الاكسين يسبب تكوين RNA والبروتين فى اوراق الراو rhoeo (144) وخلايا الخميرة yeast (151) وفى قطع سيقان البازلاء (53) وجدار ثمرة الفول (143) وقطع من بادرات الشوفان (118) باستعمال مثبطات خاصة للتغيرات الحيوية لقد ثبت أن نشاطات

الأكسين هذه لها علاقة بزيادة الاكسين لبلاستيكية الجدر وزيادة الخلية في الحجم. أربع مثبطات فى العادة تستعمل فى هذه الدراسة اكتينومايسين actinomycin D والكلورامفينيكول chloramphenicol و 8 أزقوانين 8 azaguanine والبيورمايسين puromycin. هذه الاربعة مواد تثبط تكوين الاحماض النووية والبروتين بطريقة أو أخرى. من الممكن هنا أن يفضل استعراض البحث الذى استعملت فيه مثبطات التحولات الغذائية لتوضيح دور الاكسين فى توسع الخلايا.

اسطوانات من درنة الخرشوف artichoke المنقوعة فى الماء لمدة 24 ساعة تتجاوب للمعاملة بالأكسين بنمواً كبيراً. هذه الزيادة فى النمو تصحبها زيادة ملحوظة فى تكوين أحماض نووية وبروتين جدد. مع هذا لو أضيف اكتينومايسين D (50 ملجم/لتر) أ 8 أزقوانين (0.8 مليمول) مع الأكسين فأن تأثير الاكسين تقريبا يلغى كليا (شكل 7-17) (125). الحقيقة أن مثبطات التغيرات الحيوية لتكوين RNA والبروتين تلغى تأثير الاكسين على اسطوانات درنات الخرشوف تؤكد أن تأثير الاكسين الأولى فى زيادة جدر الخلايا له



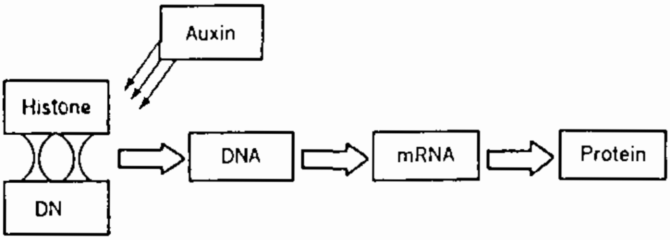
شكل 7-17: تأثير (أ) أكيتنومايسين D، (ب) 8-أرجوانين على تسبب الأكسين فى نمو أقراص درنات الخرشوف المعمر.
(After L.D. Nooden. 1968. Plant Physiol. 43:140.)

علاقة مع التغيرات الحيوية فى الاحماض النووية، نفس النتائج مع المثبطات سالفة الذكر لوحظت فى انسجة نباتات مختلفة.

هذه النتائج تضع التأثير الاولى للاكسين قريبا جداً من مستوى الجينات. نظرية جذابة أن الاكسين بطريقة ما يسرح الجينات المربوطة والذى بدورها تطلق التمبليت DNA - template لانتاج RNA والذى يسبب تكوين انزيم جديد أو اكثر والذى يزيد من بلاستيكية جدر الخلايا وزيادة حجمها. يمكن ايجاد ما يساند هذه النظرية فى البحوث على نمو قطع بادرات الشوفان حيث تزيد عند معاملتها بالانزيم 3 جلوكنيز 3 gluconase الذى يحلل 1,3 روابط الجلوكوز β 1,3 glucose links فى جدر خلايا البادرات. كذلك الانزيمات الهيمسيلولوز hemicellulase والانفرتيز invertase والبكتن ميتيلستريز pectin methylesterase وحامض الاسكوربيك اكسيديز ascorbic acid oxidase وجدت انها محتويات مهمة لبروتين جدر الخلايا. واخيراً وجد فان وماكلكلان Fan and (64) Maclachlan أن معاملة أنسجة بادرات البازلاء بالاكسين يزيد من انتاج انزيم سلوليز cellolase.

كل خلايا النبات تحتوى على كمية كاملة من الحمض النووى DNA وهو خاص لكل نوع من أنواع النبات. كل الجينات موجودة ولكن ليس كلها نشطة فى نفس الوقت، فى كل خلية توجد عدد من الجينات النشطة وعدد آخر مكبوتة repressed genes. ولهذا نجد اختلاف فى الخلايا التى تحتوى على نفس عدد الجينات (158). الجين يمكن أن يكبت بحمضه النووى DNA المركب مع بروتينات قاعدية تسمى هستونس histones ويكون هستون نووى nucleohistones تكوين وتحلل هذه المركبات يمكن أن تتحكم فى حالة الجينات. يمكن أن الاكسين بطريقة ما يطلق الجين بفصل الهستون النووى واطلاق حامض نووى DNA نشط لانتاج mRNA (شكل 17-8).

هناك قصور هام فى نظرية أن الأكسين يسبب زيادة جدر الخلايا بطريقة تكوين انزيمات جدر الخلايا. الزيادة فى سرعة النمو بالمعاملة بالأكسين يمكن ان يلاحظ فى فترة عشرة دقائق أو أقل (63)، ومن الملاحظ أن المعاملة بالاكسين لا تغير من كمية البروتين فى أقل من ساعة واحدة. هذا من الممكن



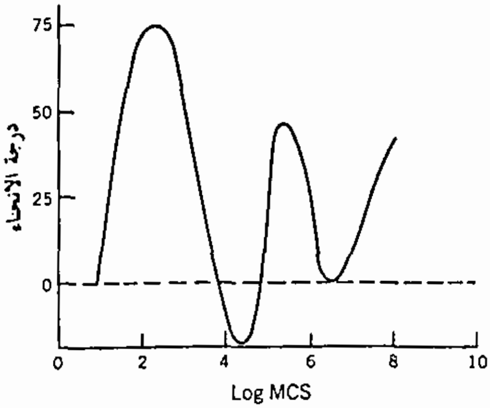
شكل 8-17 : رسم تخطيطى يوضح كيف يطلق الأكسين DNA-template لتخليق mRNA. إنحلال نيكلوهستون (مركب DNA- هستون) الذى يسببه الأكسين يطلق DNA نشط لتخليق mRNA. و mRNA الجديد يسبب تخليق البروتين الجديد.

أن يلغى تكوين الأنزيمات كتأثير للأكسين فى زيادة جدر الخلايا.

التنحية الضوئية Phototropism

عندما يعرض نبات نامى للضوء من جهة واحدة فان النبات ينحنى جهة الضوء. سبب الانحناء، هذا هو إطالة الخلايا فى الجهة المظلمة اكثر من إطالة الخلايا فى الجهة المضاءة. هذا الاختلاف فى إستجابة النبات للضوء يسمى التنحية الضوئية سببه التوزيع المختلف للأكسين، التركيز العالى للأكسين فى الجهة المظلمة.

أى دراسة لنظام التنحية الضوئية فى النبات جعلتها صعبة الحقيقة أن الإستجابة تختلف باختلاف شدة الضوء. دو باى ونيورنبرج Dubuy and (59) Nuerenbergk استطاعا أن يوضحا ان استجابة بادرات الشوفان للتنحية الضوئية للضوء من جهة واحدة لمدى واسع من شدة الضوء وصلت إلى انحناءه واحدة سالبة وثلاثة انحناءات موجبة (شكل 9-17) لاحظ فى شكل 9-17 أن اذا اعطيت شدة اضاءة مناسبة فان البادرة تنحنى بعيداً عن الضوء (إنحناء سالب). فى مناقشتنا سألتزم بالانحناءة الموجبة الأولى، حيث أن أغلب بحوث التنحية الضوئية كانت عليها.

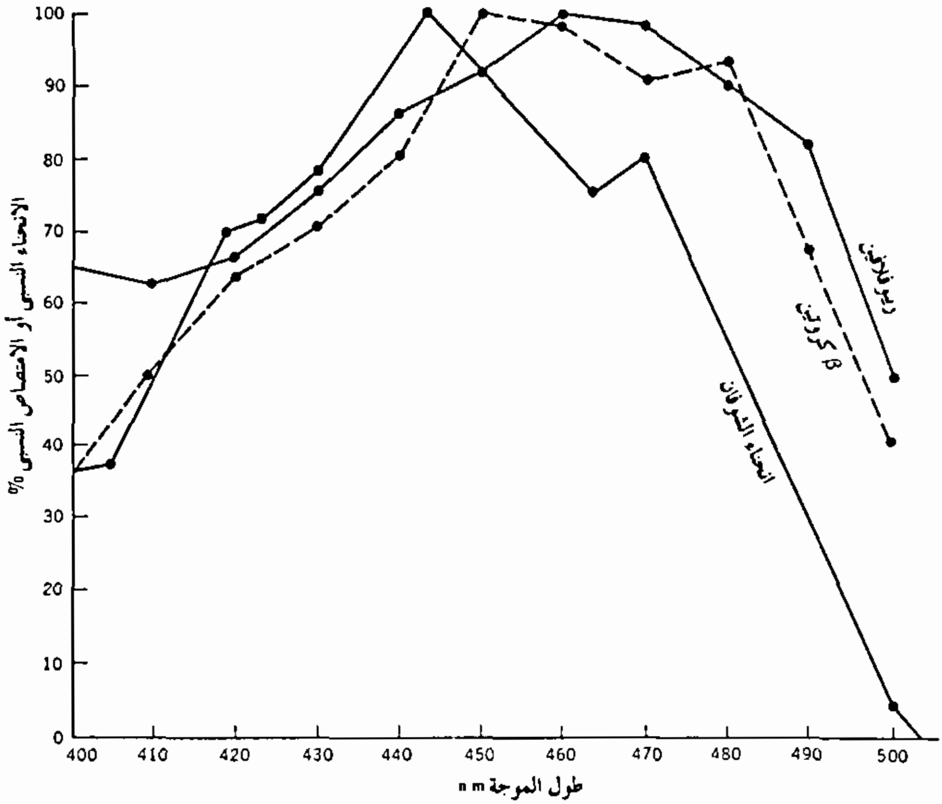


شكل 9-17: تأثير شدّة الضوء على التنحية الضوئية فى بادرات الشوفان.
(Data from Dubuy and Nuerenbergk. 1934. Ergeb. Biol. 10:207 Redrawn from Went and Thimann. 1937. Phytho-hormones. New Rork: Macmillan.)

محاولات كثيرة عملت لشرح وجود تركيزات عالية من الاكسين فى الجهة المظلمة من البادرة المعرضة للضوء من جهة واحدة. هذا الاختلاف فى توزيع الاكسين يمكن ان يكون سببه تخميل الضوء للأكسين. inactivation of auxin أو أنتقال الاكسين جانبيا lateral transport of auxin أو تثبيط انتقال الاكسين إلى أسفل inhibition of basipetal transport of auxin.

تخميل الضوء للأكسين: من المعروف أن الأكسين لا يمتص اشعة الضوء فى الجزأ المرئى من الطيف. مع هذا عندما نعرض بادرة الشوفان للضوء من جهة واحدة فانها تنحنى ناحية الضوء. حيث أن جزىء الاكسين لا يمتص الضوء مباشرة فيجب وجود مستقبل للضوء (صبغة) له القدرة على امتصاص الضوء فى الجزأ المرئى من الطيف وبعدها بسبب تخميل جزىء الأكسين.

فى تأثير الوان الطيف على إنحناء بادرة الشوفان، أعلا انحناءة تحدث فى حوالي 445 $m\mu$. اذا كان الإنحناء سببه تخميل الضوء للأكسين فى الجزأ المضاء من البادرة، فان تأثير الوان الطيف على التنحية الضوئية يكون نفسه تأثيره على تخميل الأكسين. اذا كان تكسير الأكسين بالضوء المرئى تدخل فيها إمتصاص الصبغات للضوء يكون امتصاص الصبغ للضوء يتبع تأثير الوان الطيف فى تكسير الأكسين. نوعين من الصبغات وجدت فى خلايا النبات تمتص الضوء قريبا جداً من تأثير الضوء على انحناء بادرة الشوفان (شكل 17-10). هذين الصبغتين همـا



شكل 10-17 : امتصاص β كروتين وريبوفلافين لألوان الطيف بمقارنتها بتأثير ألوان الطيف على إنحناء بادرات الشوفان.

(Absorption spectra of β-carotene and riboflavin from A.W. Glaston and R.S. Baker. 1949. Action spectrum for Avena curvature from K.V. Thimann and G.M. Curry. 1960.)

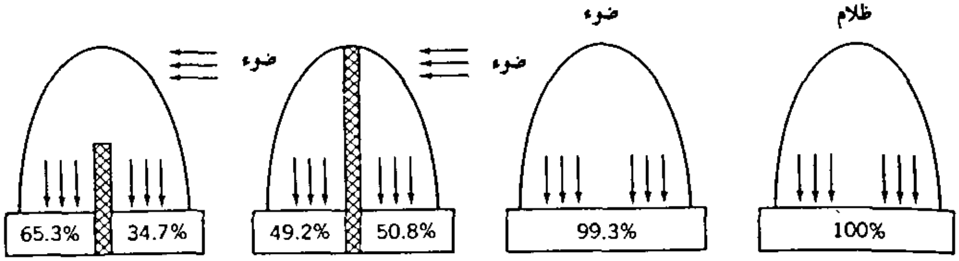
بيتا كروتين β carotene وريبوفلافين riboflavin. السؤال أى الصبغتين يمكن أن تدخل فى تكسير الأكسين؟ لم يحصل على اجابة إلى الآن.

من دراسات عملت خارج أنسجة النبات هناك ما يدل أن الريبوفلافين هو الذى يستقبل الضوء فى عملية تخميل الأكسين. يمكن أن تكون اكبر الدلائل ضد البيتا كروتين هو أن النباتات التى لا تحتوى على هذه الصبغة تنحنى ناحية الضوء (173)، الحقيقة أن البيتا كروتين يحمى الأكسين ولا يدخل فى تكسيره هذا معتقد بعض البحاث. البيتا كروتين يمكن أن يتدخل فى امتصاص الضوء أو يمكن أن يكون مادة للتأكسد بدل الأكسين. هذين طريقتين محتملتين

لحماية البيتاكروتين للأكسين (137، 138).

فى وقتنا الحاضر نظرية تخميل الاكسين بالضوء لها أنصار قليلون، أحد الاسباب أن فى داخل الخلايا تخميل الاكسين بالضوء لم يوضح جليا. هناك دراسات عديدة لم تستطيع توضيح فرق حقيقى فى كمية الأكسين بعد التعرض للضوء من جهة واحدة.

إنتقال الاكسين جانبيا: هناك دلائل كثيرة مع صحة نظرية قدرة الضوء من جهة واحدة فى تسبب انتقال الاكسين جانبيا (32، 33، 168). التنحية الضوئية سببها الضوء بسبب إنتقال الأكسين إقترحها كل من كلودنى Cholodny (40) وونت Went (176). تفسيرهما أصبح معروفا بنظرية كلودنى وونت. هذه النظرية جددها وطورها ودافع عنها برقز W. R. Briggs والعاملون معه فى جامعة ستانفورد Stanford. لقد استعملوا فى بحوثهم قمم بادرات الذرة المقسومة كاملا وجزئيا بالطول. لقد وضحوا أن الأكسين ينتشر داخل مكعبات الآجار من قمم البادرات المعرضة للضوء من جهة واحدة اكثر تركيزاً فى الجهة المظلمة من البادرة (32، 188). مع هذا لا يوجد فقدان كبير للأكسين من القمم المعرضة



شكل 11-17: تسبب الضوء فى إنتقال الأكسين جانبياً فى قمم بادرات الذرة (أ) قمة البادرة مقسومة جزئياً بحاجز زجاجى عمودياً على مصدر الضوء الجانبى. لاحظ أن أكثر من 65% من الأكسين الخارج من قمة البادرة يخرج من الجانب المظلم. (ب) قمة البادرة مقسومة بالكامل والحاجز الزجاجى الرقيق على مصدر الضوء لاحظ أن الانتقال الجانبى أوقف تماماً بالحاجز الزجاجى، كل جانب من قمة بادرة الشوفان (المظلم والمضاء) تعطى تقريباً نفس كمية الأكسين. (جـ) و (د) كمية الأكسين الخارجة من القمم الكاملة متساوية فى الضوء أو الظلام.

(Data of W. R. Briggs. 1963. Plant Physiol. 28:237)

للضوء عندما تقارن مع القمم المتروكة فى الظلام، هذا يتعارض مع نظرية تخميل الأكسين بالضوء (شكل 17-11).

لاحظ فى شكل 17-11 أن عندما تكون القمة مقسومة جزئياً بقطعة من الزجاج الرقيق تاركا أقصى القمة فان النصف المظلم من القمة يحتوى على ضعف كمية الاكسين الموجود فى النصف المضاء. مع هذا فعندما تكون القمة مقسومة بالكامل لا يوجد أى فرق فى كمية الاكسين فى الجهتين.

كما فى نظرية تخميل الاكسين بالضوء يجب وجود مستقبل للضوء حتى يمتص الطاقة اللازمة لانتقال الاكسين جانبيا. لأسباب ذكرت سابقاً بيتا كروتين وريبوفلافين هما الصبغتان اللتان أخذتا كل الاهتمام فى هذا الموضوع ومع هذا لا يوجد دليلا قاطعا لنشاط هاتان الصبغتان فى التنحية الضوئية.

اعتراضاً لنظرية تحول الأكسين الجانبى جاء من بحوث عديدة لم توضح فيها توزيع الأكسين جانبيا استعمل فى هذه البحوث الأكسين المشع C^{14} المعطى من الخارج لبادرات تحت التنحية الضوئية (36، 78، 139). مع هذا برقز Briggs (33) أشار الى أن فى كل هذه البحوث أن النشاط الاشعاعى فى جميع الانسجة هو الملاحظ بدلا من النشاط الإشعاعى الداخلة فى مكعبات الآجار. حيث أن التنحية الضوئية سببها الأكسين المتحرك، وهو كمية قليلة من الأكسين الكلى الموجود، تحليل النشاط المشع لكل الأنسجة يمكن أن يسبب ضياع أى فرق فى الاكسين المتحرك.

تثبيط انتقال الاكسين إلى أسفل: هناك بحوث عديدة تثبت فكرة أن التنحية الضوئية سببها الضوء يثبط انتقال الأكسين إلى أسفل (78، 122، 149). تثبيط انتقال الأكسين إلى أسفل فى الجهة المضاءة فى البادرات المعرضة للضوء من جهة واحدة يسبب الانحناء الموجب، القمم المقطوعة من بادرات الذرة التى كانت معرضة للضوء من جهتين تثبت انها تنقل 40% اقل أكسين من قمم البادرات التى لم تعرض للضوء (122). زد على هذا فان تعرض البادرات للضوء من جهتين فى كشف إنحناء بادرات الشوفان (الاكسين المعطى من الخارج) يسبب تقريبا

30% نقص فى الإنحناء. هذه النتائج مع الحقيقة أن الضوء يسبب انتقال الاكسين ^{14}C المعطى من الخارج جانبيا مازال فى حاجة لتوضيح يمكن أن تكون اعتراض قوى لنظرية انتقال الاكسين جانبيا. مع ذلك فان أنصار تثبيط الضوء لانتقال الأكسين إلى أسفل فى حاجة لشرح كيف يحدث هذا.

التنحية الارضية Geotropism

لو وضعت بادرة كاملة فى وضع موازيا لسطح الارض فان مجال الجاذبية الارضية يؤثر فى طريقة نموها. نمو الساق تحت هذه الظروف سيكون إلى أعلا حتى يأخذ وضعه العمودى مرة أخرى، ونمو الجذر يتجه إلى أسفل حتى يصبح عموديا كذلك. فى هذه نشير إلى الساق بأن العضو الذى له تنحية ارضية سالبة وإلى الجذر بأن العضو الذى له تنحية أرضية موجبة. مثل التنحية الضوئية التنحية الارضية يتحكم فيها التوزيع الغير متساوى للأكسين. بعكس التنحية الضوئية التنحية الارضية المؤثر فيها قوة الجاذبية على توزيع الاكسين وليس الضوء.

نظرية كلودنى وونت تقدم لنا شرحاً للتنحية الارضية كما فى التنحية الضوئية. لقد اقترحا أن الفرق فى النمو فى أى عضو اذا وضع أفقيا يرجع إلى تراكم الاكسين فى الجانب السفلى. لقد اقترحا أن الاكسين ينتقل جانبيا من أعلا إلى اسفل بسبب الجاذبية. هذا كان معروفا منذ سنة 1930 من ابحاث دولك Dolk (58) على قمم بادرات الشوفان والذرة. لقد وجد دولك ان وضع البادرات ليس له تأثير على كمية الاكسين المنتشر منها. مع هذا كمية الأكسين المنتشر من النصف الاسفل من قمة بادرة موضوعة أفقيا اكبر من النصف العلوى، تجارب دولك أعيدت عدة مرات (72،73،76) والنتائج كانت متساوية.

تراكم الأكسين فى الجزأ الاسفل من الساق الموضوع أفقيا يسبب نمواً سريعاً فى النصف الاسفل من الساق وهذا بسبب انحناء الساق إلى اعلا. الجذر الموضوع أفقيا ينمو ناحية الارض مع أن الاكسين يتركز فى الجانب السفلى. الجذور اكثر حساسية للأكسين من السوق، وتركيزات الأكسين التى تسبب إطالة الخلايا فى السوق تثبط إطالة الخلايا فى الجذور. تراكم الاكسين فى

الجزأ الاسفل من الجذر الموضوع أفقيا يسبب تأخير إطالة الخلايا فى هذا الجزأ. ولا يخفى علينا أن تركيزات الاكسين فى الجزأ العلوى يتناقص إلى الحد الذى يصبح فيه يزيد فى اطالة الخلايا فى الجذر تأثيرات الاكسين من تأخر إطالة الخلايا فى الجزأ الاسفل وزيادة إطالة الخلايا فى الجزأ العلوى يسبب انحناء الجذر إلى أسفل.

شرح كيف مجال الجاذبية يؤثر فى انتقال الأكسين جانبيا غير واضح. من السهل شرح هذا بأن طبيعة جميع المواد التى لها كتلة تنسحب بالجاذبية. مع ذلك هناك عدة بحوث تقترح أن تأثير الجاذبية فى أنتقال الاكسين جانبيا هو أنتقال نشط (91،186). اذا كان هذا صحيحا فلا يمكن ملاحظة تأثير الجاذبية الارضية فى النبات تحت ظروف غير هوائية. غياب تأثير الجاذبية الارضية تحت ظروف غير هوائية وضحتها بعض البحوث (91،186) وأخرى فشلت (123). كذلك بعض البحاث يعتقد أن جسم الموازنة الذى يتحرك بفعل الجاذبية هو سبب انتقال الاكسين جانبيا فى التنحية الأرضية (96،107،108). كيف حركة جسم الموازنة تحت فعل الجاذبية الارضية يزيد من الحركة الجانبية للأكسين غير واضح إلى حد الآن.

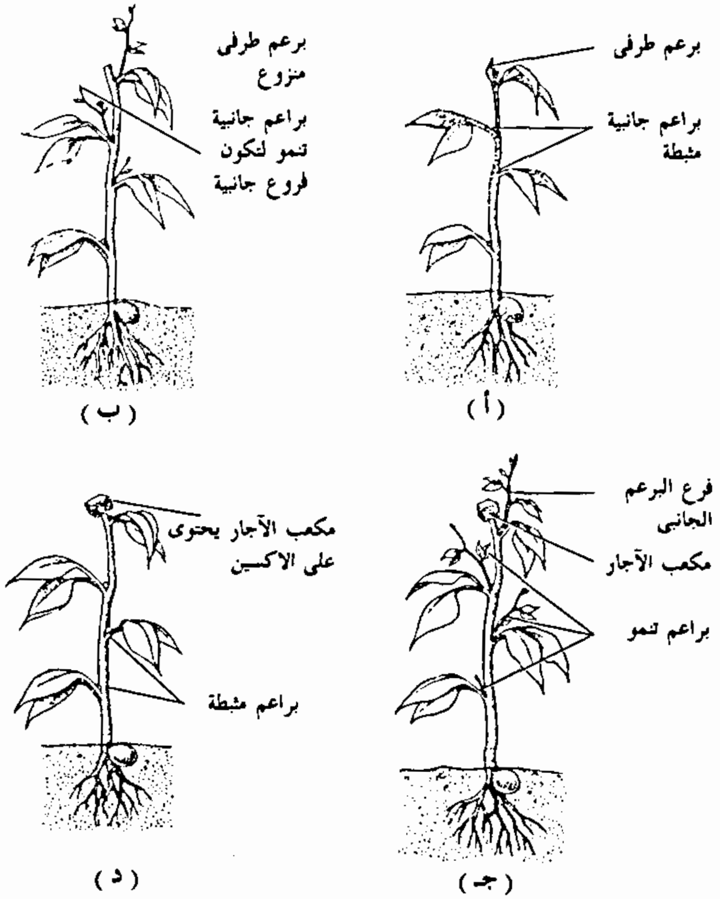
السيادة الطرفية Apical dominance

قبل إكتشاف أن الهرمونات تسبب تنظيم النمو فى النبات، لاحظ علماء النبات سيادة البرعم الطرفى على البراعم الجانبية فى انواع كثيرة من النباتات. لقد لاحظوا أن البرعم الطرفى أو العلوى فى النباتات الوعائية سريع النمو مع أن البراعم الإبطية تبقى خاملة، نفس الظاهرة لوحظت فى نمو السيقان الجديدة فى عدة انواع من الشجر. فى الحقيقة طريقة نمو انواع كثيرة من النبات تمثل ظاهرة السيادة الطرفية. النباتات التى تنمو عاليا وغير متفرعة تمثل سيادة طرفية قوية بينما النباتات التى لا تنمو عاليا أو شكل شجيرات تمثل سيادة طرفية ضعيفة.

التأثير القوى للبرعم الطرفى على البراعم الجانبية يمكن توضيحه بقطع هذا

البرعم. فى غياب البرعم الطرفى البراعم الجانبيـة تبـدأ النمـو، مع أن فى وقت قصير البرعم الابطى القريب من البرعم الطرفى يصبح سائداً على بقيـة البراعـم ويسبب لهم خمول مرة أخرى.

اسكوج وثايمان Skoog and Thimann (155) هماأول من فسر السيادة الطرفية سببها الاكسين المنتج فى البرعم الطرفى ينتقل إلى أسفل ويسبب خمول البراعم الإبطية. نزع البرعم الطرفى لنبات الفول ووضع مكانه قطعة من الآجار النتيجة



شكل 12-17 : (أ) نبـات عادى (ب) نبـات نزع البرعـم الطرفى، نزع تثبيـط نمـو البراعم الجانبية (جـ) نبات نزع البرعم الطرفى ووضع مكانه مكعب الآجار، لا يوجد تثبيط لنمو البراعم الجانبية. (د) نبات نزع البرعم الطرفى ووضع مكانه مكعب آجار يحتوى IAA ينتج عنه تثبيط نمو البراعم الجانبية.

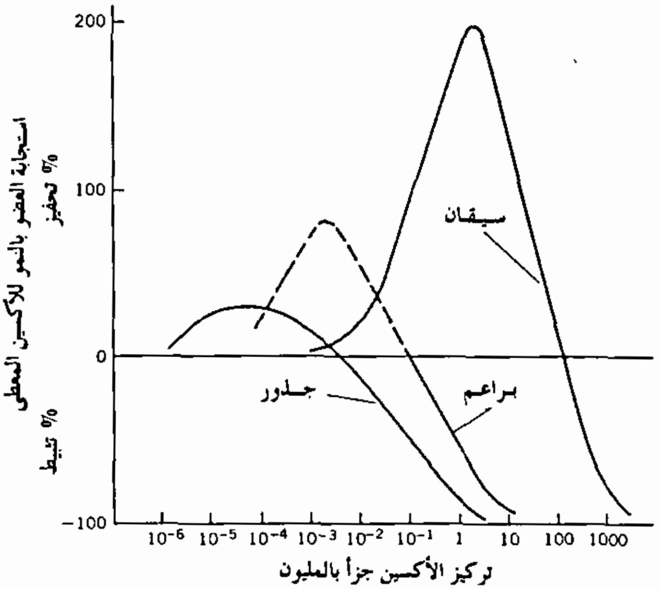
كما هى متوقعة نمو البراعم الإبطية، اذا وضع مكان البرعم الطرفى قطعة من الآجار تحتوى على أكسين فانها تمنع البراعم الإبطية كما لو كان البرعم الطرفى موجوداً (شكل 17-12).

قبل تجارب اسكوج وثايمان لوحظ ان البرعم الطرفى يحتوى على أكسين أعلا من البراعم الابطية. هذه الحقيقة قادة إلى اجراء التجارب على نبات الفول، علماء وظائف اعضاء النبات إلى حد الآن لم يستطيعوا تفسير لماذا البراعم الابطية يؤثر فيها أكسين اقل كثيراً من الاكسين الموجود فى البرعم الطرفى. والذى يجعل المشكلة اكثر تعقيداً أن البرعم الطرفى ينمو جيداً فى وجود هذه النسبة العالية من الأكسين.

مع أن مشكلة السيادة الطرفية لم تحل بسهولة وسببت توقعات كثيرة فى عالم النبات. نظريات كثيرة قدمت مع تفاوت القبول إلى حين ثايمان فى سنة 1937 اقترح أن البراعم الأبطية يؤثر فيها الاكسين نفس طريقة تأثيره فى الجذور والسوق وهى بحد أدنى وحد أقصى (163). تركيزات الأكسين الاعلا من ذلك الذى تعطى حد أعلا من التأثير تسبب تثبيط (شكل 17-13). يعتقد ثايمان أن البراعم الابطية اكثر حساسية للأكسين من السوق وأن التركيزات التى تسبب نمو السوق تثبط النمو فى البراعم الإبطية. هذه النظرية حالفها القبول العام مع أنها لم تفسر لماذا البرعم الطرفى أقل حساسية للاكسين بمجرد سبب موقعه على الساق.

البرعم الطرفى ليس المصدر الوحيد للأكسين. الاوراق الصغيرة النامية كذلك تنتج أكسين، وقد وضح أن الاكسين المنتج فى هذه الاوراق يمكن أن يسبب خمول البراعم الإبطية (142).

هذا التفسير للسيادة الطرفية مازال يستقبل النقد المتزايد من عدة بحاث. مثلا الدراسة التى عملت على نبات ليلك lilac (syringa vulgaris) وضحت أن الاكسين المنتج فى الاوراق الضعيفة الناضجة فى هذا النبات له تأثير اكبر فى تثبيط النمو فى البراعم الابطية من الاكسين المنتج فى البرعم الطرفى (39). زيادة



شكل 13-17 : منحنيات توضح تأثير تركيزات مختلفة للأكسين (IAA) على نمو ثلاثة أعضاء من النبات.

(After L. J. Audus. 1959. Plant growth substances. New York: Interscience Publishers.)

على ذلك فان خمول البراعم الإبطية لا يحدث فقط تحت الاوراق الناضجة على الساق ولكنه يحدث حتى فى البراعم التى موقعها أعلا من هذه الاوراق. هذا يرجع إلى انتقال تأثير الاكسين إلى أعلا على الساق. شمبقنات Champagnat (39) اقترح أن الاكسين يمكن لا يؤثر فى السيادة الطرفية ولكن كما سبق ذكره انتقال الاكسين يمكن أن يحدث فى اى إتجاه فى احوال كثيرة هذا يجعل تأثير الاكسين يمكن حدوثه فى مناطق أعلا كما فى مناطق أسفل انتاجه.

اكبر إعتراض على نظرية ثايمان للسيادة الطرفية كانت من جريجورى وفيل gregory and Veale (84) لقد درسا جانب التغذية من السيادة الطرفية وحصلا على نتائج مدهشة. لقد وجدا أن تأثير الاكسين على نمو البراعم الابطية يتحكم فيه الوضع الغذائى للنبات. اذا أعطى نبات الكتان flax احتياجاته الكاملة من النيتروجين خلال فترة نموه، عند فترة نموه القصوى فان البراعم الإبطية لا يؤثر فيها الاكسين. وعندما يكون نبات الكتانناميا تحت ظروف ناقصة من

النيتروجين فان البراعم الإبطية تقف النمو عند معاملتها بالاكسين.

تكوين الجذور Root initiation

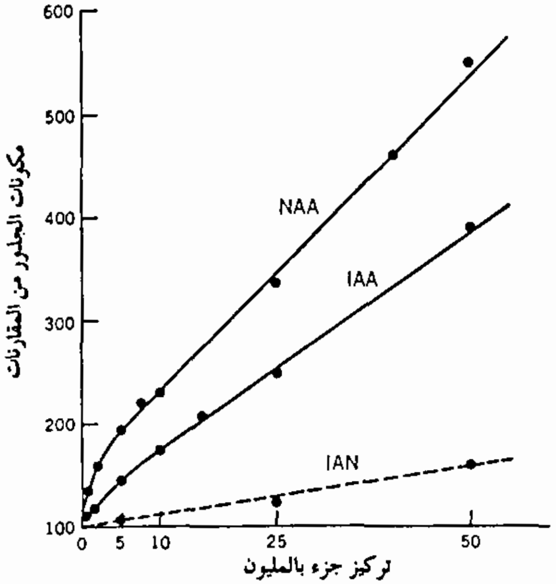
كما سبق ذكره فان نزع القمة النامية فى الساق ينقص كثيراً من سرعة نموه. وبالعكس نزع القمة النامية فى الجذر ليس له تأثيراً يذكر على سرعة نموه (181). فى الحقيقة نزع أقل من 1 مم من القمة ينتج عنها زيادة صغيرة جداً فى سرعة النمو ولكنها معنوية (41). اذا وضعت القمة المقطوعة فى مكانها فانها تؤخر نمو الجذر (41،42) قمم البادرات تتبع نفس طريقة قمم الجذور، تؤخر نمو الجذر عندما توضع فى مكان قمته هناك قليل من الشك أن قمة الجذر وقمة البادرة تفرز مادة تؤخر النمو فى الجذور، هذه المادة عرفت بانها اندول 3 حامض الخليك IAA (103).

من الممكن أن نتسائل هل تأثير الأكسين يختلف اساساً فى الجذور عنها فى السوق؟ لقد وجد أن تأثير الاكسين فى الجذور مساويا لتأثيره فى السوق، ولكن تركيزات الاكسين التى تزيد نمو الساق تثبط النمو فى الجذر . بالاحرى الجذور اكثر حساسية للاكسين من السوق (شكل 17-13). إطالة الجذور يمكن الحصول عليها باستعمال تركيزات قليلة من الأكسين (57،97).

إعطاء الجذور تركيزات عالية من الأكسين لا يسبب فقط تأخير النمو الطولى ولكنه يسبب زيادة ملحوظة فى عدد أفرع الجذور. إعطاء الاكسين فى معجون لينولين lanolin فى نهاية ساق صغيرة يزيد من سرعة تكوين عدد من الجذور عليه. هذا الاكتشاف ليس علميا فقط، ولكنه فتح الباب لاستعمال الأكسين تجاريا فى زيادة تكوين الجذور على قطع السوق فى النباتات الاقتصادية. شكل (17-14) يوضح تأثير الاكسين IAA وأثنين من الاكسينات الصناعية على تكوين الجذور فى بادرات الفاصولياء.

الإثمار اللاإلقاحى Parthenocarpy

عند سقوط حبوب اللقاح واخصاب البويضات فى الزهرة تبدأ عملية نمو

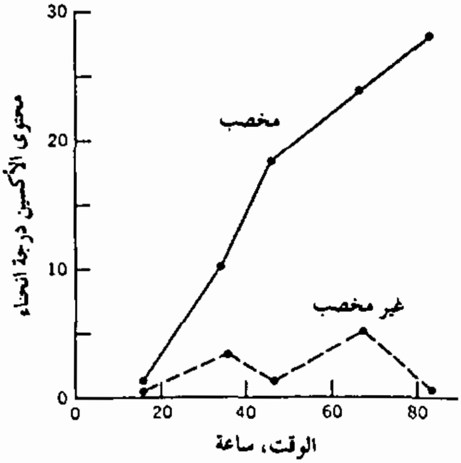


شكل 14-17 : منحنيات توضح تأثير ثلاثة أكسينات على زيادة تكوين مكونات الجذور فى بادرات الفاصوليــــاء. α = NAA نفتلين حامض الخليك وIAN اندول 3 أسيتونيتريل.
(After L.C. Luckwill. 1956. J. Hort. Sci. 31:89. Redrawn from L.J. Audus. 1959. Plantgrowth substances. New York: Interscience Publishers.)

معقدة لانشاء الثمار نمو الرحم واحيانا الأنسجة الاخرى المتعلقة بالتخت يحدث بسرعة كبيرة. معظم هذا النمو السريع يحدث باتساع الخلايا، ظاهرة اتساع الخلايا ناتجة من الأكسين كما نعلم.

يظهر من الوصف السابق لإنتاج الثمار أن سقوط حبوب اللقاح على الميسم وعملية الاخصاب مربوطة بتطور الثمار - يمكن باطلاق نوعاً من المنبهات. تطور الثمار بدون إخصاب يحدث فى بعض الاحيان وفى الحقيقة أنه عام فى عالم النبات. تطور الثمار بهذه الطريقة يسمى الاثمار للاإلقاحى؛ والثمرة التى تنتج بهذه الطريقة تسمى ثمرة للاإلقاحية.

الحقيقة دائما أن فى أغلب النباتات لا يحدث تطور للثمار بدون إخصاب. بأى طريقة يمكن إخصاب البويضة يسبب تكوين الثمار؟ منذ سنة 1902 مزارت Massart (117) وجد أن إنتفاخ جدار الرحم فى الحمضيات يمكن أن تسببه حبوب لقاح ميتة. ثم تبعه فيتنج Fitting (65) وجد أن المستخلص المائى لحبوب اللقاح يمنع سقوط الازهار وكذلك يزيد من نمو جدار الرحم فى الحمضيات. لعدم الاهتمام أو لصعوبة موضوع البحث ترك انتاج الثمار للاإلقاحى بدون بحث لمدة 20 سنة. يسودا Yasuda (187) فتح الموضوع مرة أخرى فى سنة 1934



شكل 17-15 : الزيادة في كمية الأكسين المتحرك في مبيض الدخان الناتج من الاخصاب.
(After R.M. Muir. 1942. Am. J. Botany 29:716 Redrawn from A. C. Leoppold. 1955. Auxins and plant growth. Los Angeles: University of California Press.)

حيث نجح فى إنتاج ثمار لاإلقاحية باستعمال مستخلص حبوب اللقاح فى نبات الخيار. بتحليل محتويات هذا المستخلص وجد انه يحتوى على أكسين (161). واخيراً جستافسن Gustafson (85) وضح أنه بالامكان إنتاج فاكهة لاإلقاحية باستعمال الاكسين (IAA) فى معجون اللانيولين لمياسم الازهار.

موير Muir (120) وجد أن بعد الاخصاب مباشرة توجد زيادة كبيرة فى المحتوى الأكسينى لمبايض أزهار الدخان. ولم يلاحظ أى زيادة بدون إخصاب (شكل 17-15) لقد لاحظ كذلك (121) أن نمو انبوب اللقاح يزيد بكمية كبيرة الاكسين المستخلص من أزهار الدخان. هذا جعله يقترح أن انبوب اللقاح ينتج الأنزيم الذى يساعد على انتاج الأكسين، هذا المقترح أيده لند Lund (116) الذى وجد أن أنبوب اللقاح ينتج إنزيم يستطيع تحويل الحامض الامينى تربتوفان إلى أكسين.

واضح من المناقشة السابقة أن الاكسينات تلعب دوراً مهماً فى تطور الثمار. الظاهر أن سقوط حبوب اللقاح ونمو إنبوب اللقاح والاخصاب كلها تساعد على تدفق الاكسين المسئول على تطور الثمار. مهمى كانت كمية الأكسين الموجودة فى حبوب اللقاح لا تكفى لتكون مسئولة على التركيز الكبير الموجود فى الرحم بعد الإخصاب (81). مع أننا سبق أن افترضنا أن إنزيماً يمكن أن يطلق من نمو إنبوب اللقاح الذى يسبب إنتاج أكسين من مادة أولية مثل التربيتوفان.

فى الطبيعة تطور الفاكهة لاإلقاحيا يحدث بوجه عام فى عالم النبات، هذا جعل البعض يعتقد أن الاكسين ليس له أى دور فى تطور الثمار. مع ذلك جستافسن (86) وجد أن رحم أزهار النباتات التى تنتج ثماراً لاإلقاحيا فى الطبيعة يحتوى على أكسين أعلا بكثير من رحم أزهار النباتات التى تحتاج إلى إخصاب لانتاج الثمار.

سقوط الاوراق والفاكهة Abscission

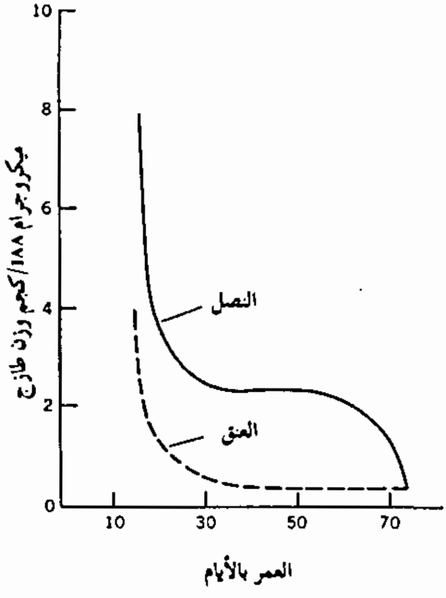
قوة تحكم الأكسينات الطبيعية على سقوط الاوراق ظهرت فى سنة 1933، عندما أوضح ليباخ Laibach (104) وجود مادة فى مستخلص نبات الأرشد orchid pollinia يستطيع أن يمنع السقوط. هذه الملاحظة زاد اكدها لارو (109) La Rue الذى اوضح تأثير عدة أكسينات صناعية فى تأخير سقوط أوراق نبات الكوليوس coleus. منذ ذلك الوقت بحوث كثيرة أثبتت هذه الملاحظة، أوضحت أن الاندول 3 حامض الخليك (IAA) عامل مهم فى سقوط اعضاء النبات (6).

قبل سقوط اعضاء النبات، طبقة من الأنسجة تتكون فى قاعدة هذا العضو، هذا النسيج من السهل تمييزه عن بقية الأنسجة المحيطة. هذه الطبقة من النسيج تعرف بمنطقة السقوط abscission zone. خلايا منطقة السقوط جدرانها رقيقة وتقريباً خالية تماماً من اللجنين والسوبرين (147). فى معظم الاحيان عدة إنقسامات للخلايا تتقدم الإنفصال، مع أن الانفصال يحدث بدون إنقسام للخلايا فى عدة انواع من النبات (6). هذا يثبت أن إنقسام الخلايا غير ضروريا للإنفصال ولكنه مهم فى تكوين أنسجة الندب التى تحمى الجرح المتسبب من السقوط (71).

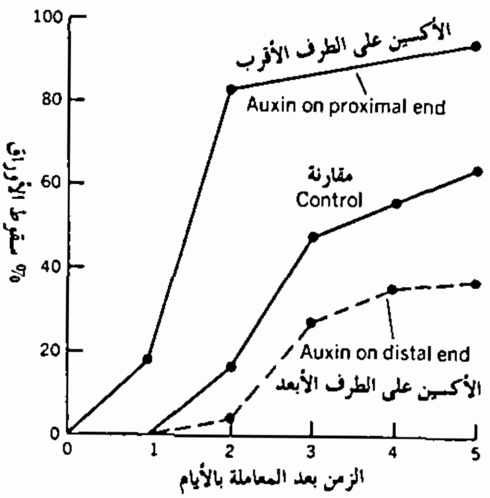
فى ملخص للبحوث المنشورة على السقوط وصفا ادكوت ولنش (6) addicott and Lynch ثلاثة أنواع لذوبان الخلايا التى تسبب السقوط. فى بعض الحالات الطبقة الوسطى لجدار الخلية تذوب ما بين طبقتين من الخلايا الجدار الاولى يبقى كاملا. ويمكن أن تذوب الطبقة الوسطى مع الجدار الاولى. وفى حالات قليلة تذوب كل الخلايا.

بذل علماء النبات جهداً كبيراً للوصول إلى إجابة السؤال ماهى العوامل التى تقود إلى سقوط اعضاء النبات؟ من المعروف أن نزع نصل الورقة يسبب فى وقت قصير إلى سقوط العنق. كما وضح سابقاً أن من مراكز إنتاج الأكسين فى النبات هو نصل الورقة والذى ينتقل منها خلال العنق إلى الساق. لهذا فان الاكسين يمكن أن يتحكم فى سقوط الاوراق. هذا وضحه تماماً شوجى ومن معه Shoji et - al (152) الذين وجدوا أن فى نبات الفاصولياء نصل الاوراق الغير ناضجة يحتوى على كمية عالية من الاكسين بالمقارنة بالعنق. عندما تتقدم الأوراق بالعمر تتناقص كمية الاكسين الموجودة فى النصل حتى تصل إلى نقطة قريبة من ذلك الموجود فى العنق (شكل 17-16). عند هذه النقطة تصبح الاوراق صفراء وجاهزة للسقوط.

فى سلسلة من التجارب البسيطة ولكنها ذكية وضحا أذكوت ولنش (5) أن أهم عامل فى التحكم فى السقوط هى حالة التسلسل الاكسينى خلال طبقة السقوط. خلط الاكسين فى معجون اللانيولين ووضعه على عنق الورقة المنزوع نصلها على الجانب القريب أو البعيد من الساق لنبات الفاصولياء له تأثيراً كبيراً على سرعة سقوط العنق. اذا كان قريبا من الساق يسرع السقوط اذا كان بعيداً

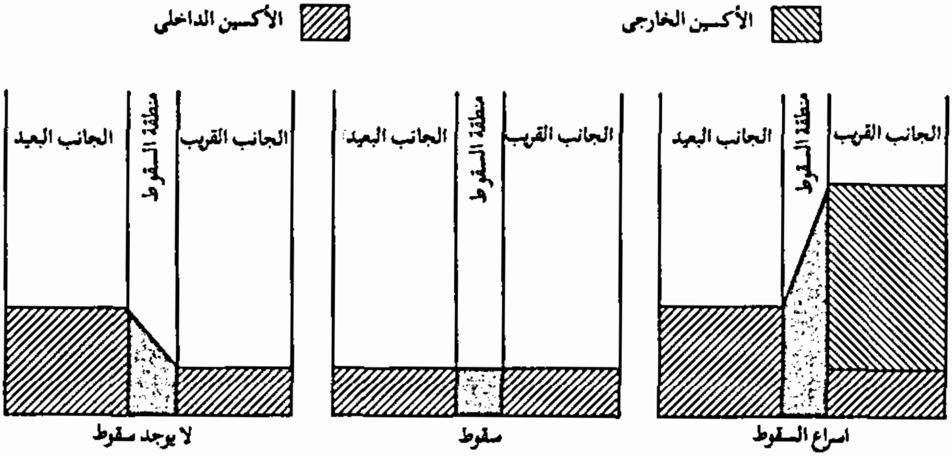


شكل 17-16 : نقصان في المحتوى الأكسيني المتنقل في نصل وأعناق الأوراق بالزيادة في العمر.
(After K. Shoji et al. 1951. Plant Physiol 26:189.)



شكل 17-17 : تأثير إعطاء الأكسين للجانب القريب والجانب البعيد (105 مجم/لتر) لعنق الورقة المنزوعة النصل على سقوطها.
(After F.T. Addicott and R.S. Lynch. 1951. Science 114:688.)

يؤخر السقوط (شكل 17-17). لقد أصبح معروفا أن تسلسل تركيز الأكسين خلال منطقة السقوط وليس تركيز الأكسين الذى يمكن ان يمنع سقوط الاوراق. هذه النظرية تثبت أن سقوط الاوراق لا يحدث عندما يكون التسلسل الأكسينى عاليا بالاخرى عندما يكون تركيز الاكسين عاليا ناحية نصل الورقة ومنخفضا جهة منطقة السقوط. السقوط يحدث عند ما يكون التسلسل منخفضا أو منعدماً ويزيد عندما ينعكس هذا التسلسل. هذه العلاقة موضحة فى شكل (18-17). من الملاحظ ان روسيتر و جيكوبس Rossetter and Jacobs (142) وجدا

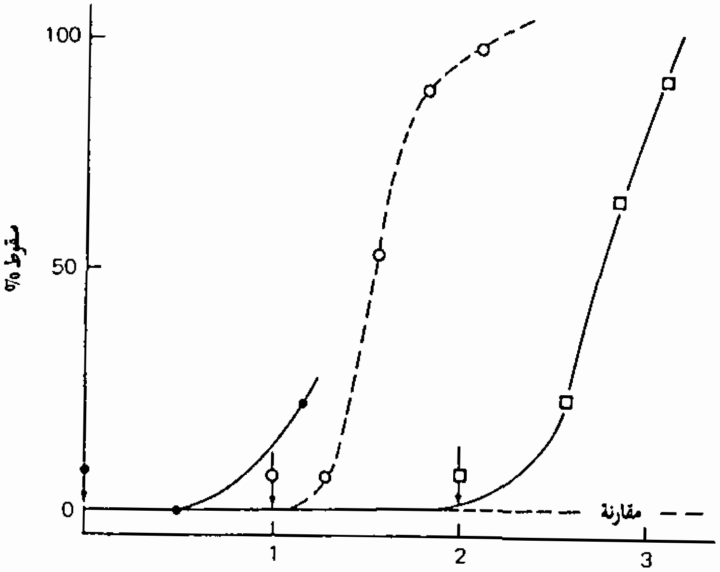


شكل 17-18 : العلاقة بين المحتوى الأكسينى خلال منطقة السقوط وسقوط الأوراق.
(After F.T. Addicot and R.S. Lynch 1955. An. Rev. Plant Physiol. 6:211.)

أن الورقة الكاملة لنبات الكرليوس تسرع فى سقوط اعناق الاوراق المنزوع نصولها المجاورة لها. هذا يوضح أن الاوراق الكاملة تمثل مصدر قريبا للأكسين لأعناق الاوراق. كذلك وضع الأكسين على قمة عنق ورقة من ورقتين متقابلتين التى نزعا نصلهما فى نبات الفاصولياء تسرع فى سقوط العنق الغير معامل (45،56).

الأكسين والتسلسل الاكسينى خلال طبقة السقوط لم تكن العاملين المتحكمين فى السقوط فقط، مثلا مثبط النمو الطبيعى حامض الابسيزيك abscisic acid (ABA) يسرع فى سقوط الاوراق فى نبات القطن (7) مع هذا فقد وجد زيادة فى حامض الابسيزيك خلال تقدم سن اوراق نبات ابو خنجر (132) nasturtium. والجدير بالذكر أن دراسات عديدة على نباتات أخرى غير القطن حامض الابسيزيك ليس مؤثراً فى عملية السقوط.

من الممكن أن يكون أهم عامل فى سقوط الاوراق المعمرة هو الإيثيلين (انظر فصل 19). دراسات أبلز Ables (1) وبرج Burg (37) أوضحت أن تعريض النبات لهواء يحتوى على غاز الإيثيلين بتركيزات قليلة مثل واحد فى المليون تسبب سرعة السقوط فى الاوراق المعمرة (شكل 17-19). الاوراق الجديدة لانها قادرة على إنتاج كميات كبيرة من الأكسين تستطيع ان تقاوم السقوط فى وجود الإيثيلين. الاوراق النشطة الجديدة كذلك تنتج نسبة كبيرة من الإيثيلين الذى يمكن أن يسبب سقوط الاوراق المعمرة فى وجود الاوراق الصغيرة. الإيثيلين المنتج فى الاوراق الصغيرة يمكن أن يتسرب إلى الأوراق المعمرة التى تحتوى على كمية صغيرة من الأكسين وتسبب سقوطها. نزع الاوراق الجديدة لنبات يسبب تأخير سقوط الاوراق المعمرة. هذا التأخير يمكن أن يكون سببه نقص فى تركيز الإيثيلين حول الاوراق المعمرة. ولكن يجب الأخذ فى الإعتبار أن نزع الاوراق الجديدة ينقص من المنافسة للمواد الغذائية. فى الحقيقة هناك تفضيل فى إتجاه المواد الغذائية حيث يكون نمو الاوراق الجديدة على حساب الاوراق الاكثر نضوجاً، هذا يمكن أن يكون عاملا أهماً من تأثير الإيثيلين فى سقوط الاوراق المعمرة.

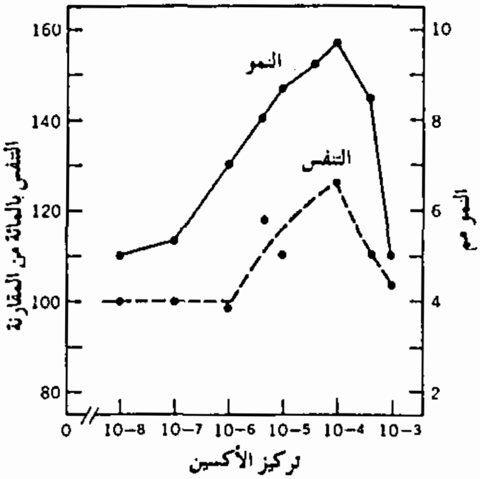


شكل 19-17 : تأثير 0.25 جزأ بالمليون إيثيلين يعطى فى أوقات مختلفة (انظر الأسهم) على سقوط أعناق الأوراق في القطن.
(After S.P. Burg. 1968. Plant Physiol. 43:1503.)

التوفيق بين تأثير الإيثيلين على السقوط مع نظرية التسلسل الاكسينى مهمة صعبة. لقد وضح أن التسلسل الاكسينى لصالح الاجانب الأقرب لمنطقة السقوط تزيد من سرعته. كذلك وضح أن وجود الإيثيلين يزيد من سرعة السقوط. من الممكن أن الإيثيلين يسبب ذوبان أنسجة طبقة السقوط بعد أن تتكون هذه المنطقة فى قاعدة عنق الورقة نتيجة لتوزيع الأكسين. هناك دلائل على أن مهمة الإيثيلين فى السقوط هو نقص إنتقال الأكسين من الورقة إلى منطقة السقوط (16). هذا يسبب إنخفاض فى تركيزات الأكسين على الجانب البعيد من طبقة السقوط وهى حالة تشجع السقوط. مهما كان طريقة عمل أى مركب منهما فانه واضح أن كل من الأكسين والإيثيلين له دور فى التحكم فى السقوط.

التنفس Respiration

عرف جيمس بونر James Bonner فى سنة 1933 أن الاكسين يزيد التنفس فى



شكل 20-17 : تأثير تركيزات مختلفة من الأكسين على سرعة النمو والتنفس فى قطع بادرات الذرة.

(After R.C. French and H. Beevers. 1953. Am. J. Botany 40:660)

النبات (20). اقترح بونر أن نشاط الأكسين على التنفس يحدث فقط فى وجود النشاط الحيوى المؤكسد. منذ بحوث بونر بحوثا كثيرة اكدت أن الاكسين يزيد التنفس وأن هناك علاقة بين زيادة النمو بتأثير الأكسين وزيادة التنفس. فى شكل (20-17). يمكن ملاحظة علاقة متساوية بين تأثير الأكسين على النمو والتنفس. التأثيرات القصوى تحدث فى كلا المنحنيين تقريبا فى نفس تركيزات الأكسين.

علماء وظائف اعضاء النبات يواجهون إلى حد الآن مشكلة تفسير كيف الأكسين يسبب زيادة التنفس. محاولة ذكية قاما بها فرنش وبيفرس Frensh (66) and Beevers حيث وجدا أن يمكن زيادة التنفس باستعمال مواد ليس لها أى تأثير على النمو أو لها تأثير مثبط. الفينول ثنائى النيتروجين (DNP) مادة مثبطة للتأكسد الفسفورى (تكوين ATP من ADP فى عملية التنفس) يزيد سرعة التنفس ولكنه يثبط النمو. حيث أن سرعة التنفس فى العادة يحددها وجود ADP، معاملة الأنسجة الحية بـDNP يمكن تسبب زيادة ADP ولهذا تزيد التنفس لقد أعتقد أن الاكسين يمكن أن يزيد ADP بسبب سرعة استهلاك ATP فى الخلايا النامية، وبهذا تزيد كمية ADP. من هنا يظهر أن مهمة الأكسين غير مباشرة فى زيادة التنفس وليس مهمة مباشرة كما اقترح سابقاً.

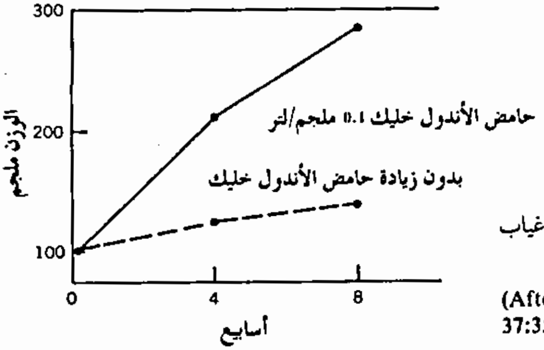
كما شرحنا سابقاً على تأثير الاكسين فى زيادة تكوين RNA والبروتين.

هذين التفاعلين يحتاجان إلى طاقة وبهذا يزيد التنفس. كذلك وفى كل الاحتمالات نشاط الانزيمات المنتجة بتأثير الأكسين يمكن أن تزيد التنفس.

تكوين الأنسجة الزائدة Callus formation

مع أننا أعطينا أهمية كبيرة لتأثير الأكسين على النبات فى اطالة الخلايا، فهو كذلك نشط فى زيادة إنقسام الخلايا. مثلا وضع 1% أكسين فى معجون اللانيولين على عنق الورقة المنزوع نصلها فى نبات الفاصولياء يسبب إنتفاخ أصفر فى مكان إعطاء الأكسين. هذا الانتفاخ سببه تكوين أنسجة زائدة ناتجة من سرعة إنقسام الخلايا البرنشيمية. لو قطع ساق النباتات المتشحمة لبضع مليمترات تحت ورقة ناضجة وعومل هذا الجرج بالانيولين المحتوى على الاكسين فان إنتفاخ الخلايا البرنشيمية سأيحدث. بعد مدة من الزمن ستظهر جذوراً عرضية صغيرة. لهذا فان الأكسين لا يسبب فقط زيادة الخلايا ولكنه تحت بعض العوامل يمكن ان يسبب تمايز هذه الخلايا، كتكوين الجذور العرضية.

كذلك فى احوال كثيرة فى التكاثر بالأنسجة والذى فيها تكوين الأنسجة الزائدة أمراً عاديا، زيادة الأكسين ضروريا لاستمرار نمو هذه الأنسجة. كمية الأنسجة المتكونة تتناسب مع تركيزات الأكسين المستعملة، التركيزات العالية تسبب تكوين أنسجة زائدة (شكل 17-21).



شكل 17-21 : نمو النسيج callus فى وجود وغياب الأكسين (IAA).

(After R.S. de Ropp. 1950. Am. J. Botany 37:358.)

الإختبار الإحيائى Bioassays

عندما نتعامل مع مواد لها نشاط حيوى، مثل الهرمونات النباتية، يلزم إيجاد طريقة لقياس نشاطها، فى أغلب الاحيان المادة المستعملة فى قياس منظم النمو تتأثر بذلك المركب أو مجموعة المركبات التى لها نفس النشاط. كذلك هناك علاقة تأثر المادة المستعملة فى الإختبار وتركيزات منظم النمو، الإختبار الإحيائى هو ما يطلق على إستعمال المادة الحية لتجربة تأثير المواد التى لها تأثير بيولوجى.

مع أن عدة اختبارات إحيائية لنشاط الأكسين قد وضعت منذ إكتشاف الأكسين فى النبات. عدد قليل منها فقط استعملت. سنحدد أنفسنا باربعة إختبارات إحيائية التى استعلمت فى دراسة منظمات النمو. هذه هى 1- كشف إنحناء بادرات الشوفان. 2- كشف قطع الشوفان. 3- كشف سيقان البازلاء المقسومة. 4- كشف تأخر النمو فى جذور حب الرشاد.

كشف إنحناء بادرات الشوفان Avena curvature test

فى بداية هذا الفصل سبق وأن شرحنا باختصار كشف انحناء بادرات الشوفان الذى طوره ونت Went (176). هذا هو أول كشف للأكسين وتقريبا أحسنهم. حساسية هذا الكشف وامكانية الاعتماد عليه جعلته يستعمل إلى حد الآن، أكثر من اربعين سنة بعد إكتشافه.

قياس نشاط الأكسين بكشف إنحناء بادرات الشوفان يعتمد على إنتقال الأكسين السريع قطبيا فى بادرات الشوفان. بسبب هذه الخاصية الأكسين المعطى لجانب واحد من البادرة ينتقل إلى أسفل بسرعة فى تلك الجانب ولا ينتقل جانبيا بأى صورة لها تأثير. الفرق فى النمو الذى يسببه الأكسين المنتقل إلى اسفل فى جانب واحد من البادرة يسبب الإنحناء. هذا الإنحناء يتناسب فى حدود معينة مع كمية الأكسين المعطى.

طريقة إجراء كشف إنحناء بادرات الشوفان كما يلى:

1- تنبت بادرات الشوفان وتنمى فى الظلام. تنقص حساسية البادرات للأكسين عندما تعرض للضوء الازرق. الإطالة الزائدة فى السلامية الاولى الغير مرغوب فيها يمكن تجنبها بتعريض البادرات بعد يومين من الانبات للضوء الاحمر لمدة 2-4 ساعات.

2- عندما تصل البادرات إلى 15-30 مم فى الطول يقطع 1 مم من قمة البادرة. بهذا يقطع المصدر الطبيعى للأكسين.

3- نزع جزءاً آخر من القمة ضروريا بعد ثلاثة ساعات لإستئصال الأنسجة المتكونة والتى تنتج أكسين (2-4 مم).

4- الورقة الاولى تظهر بعد نزع الجزأ الثانى تسحب بلطف. إتصال هذه الورقة يجب أن يفصل من قاعدة البادرة بحيث تتمدد عدة مليمترات خارج البادرة. من الملاحظ أن الآن هناك ما يثبت مكعب الآجار الذى سأيوضح على البادرة.

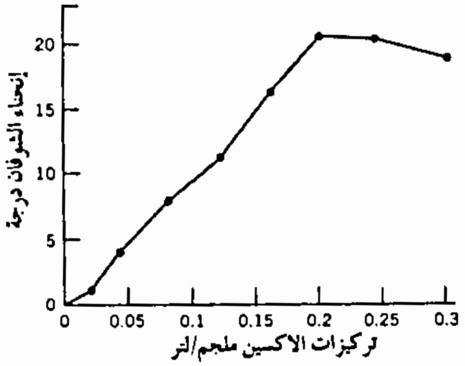
5- مكعب الآجار الذى يحتوى على الأكسين ممكن وضعه على جهة واحدة من قمة البادرة. الأكسين الذى سينتقل قطبيا إلى أسفل من تلك الجهة للبادرة الذى وضع عليها مكعب الآجار الذى يحتوى على الأكسين.

6- بعد 90 دقيقة، ظلال البادرات تستقبل على ورق البروميد وتصور، هذا يعطى الدارس سجل دائم.

7- يقاس الإنحناء بتسجيل الزاوية بين الخط العمودى والخط المرسوم موازيا للساق المنحنى.

كشف إنحناء بادرات الشوفان موضح تخطيطيا فى شكل 17-1.

فى حدود تركيزات معينة من الأكسين هناك علاقة خطية ما بين التركيز وزاوية الانحناء. كما هو موضح فى شكل 17-22 مدى تأثير الأكسين يصل القمة فى حوالى 0.2 ملجم/لتر.



شكل 17-22 : إستجابة بادرات الشوفان لزيادة تركيزات الأكسين (IAA).
(After F.W. Went and K.V. Thimann. 1937. Phytohormones. New York: Macmillan.)

كشف قطع بادرات الشوفان Avena section test

كشف قطع بادرات الشوفان يعتمد فقط على قدرة الأكسين فى إطالة الخلايا. إنتقال الأكسين أو اختلاف نمو الجانبين بسبب الأكسين ليس له علاقة هنا.

هذا الكشف باستعمال قطع بادرات الشوفان أول من استعمله بونر (20) Bonner فى سنة 1933. منذ ذلك الوقت وجد هذا الكشف إستعمالا واسعاً نظراً لتطبيقاته وسهولة استعماله. باستعمال كشف قطع بادرات الشوفان يمكن قياس تأثير منظمات النمو على مدى تركيزات واسعة بعكس كشف إنحناء باذارت الشوفان. أضف إلى ذلك فإن كشف قطع باذارت الشوفان لا يتأثر بمشاكل انتقال منظمات النمو كما هو فى كشف إنحناء بادرات الشوفان. بعض منظمات النمو لا تنتقل بسرعة كما يفعل الأكسين فهذا لا يمكن استعمال كشف إنحناء باذارت الشوفان عليها. مع هذا فان كشف إنحناء بادرات الشوفان أكثر حساسية للتركيزات القليلة من الأكسين من كشف قطع الشوفان، ولهذا فإن لهذا الكشف ميزة كبيرة فى هذا المجال. هذا يصبح ميزة خاصة عند استخلاص الاكسين من النبات فى حالات وجود كميات قليلة منه. للكشف على وجود الأكسين تحت هذه الظروف يجب استعمال كشف بادرات الشوفان.

طريقة كشف قطع باذارت الشوفان كما يلى:

1- بذور الشوفان (برة) من سلالات نقية (مثل الفكترى victory) تنبت وتنمى

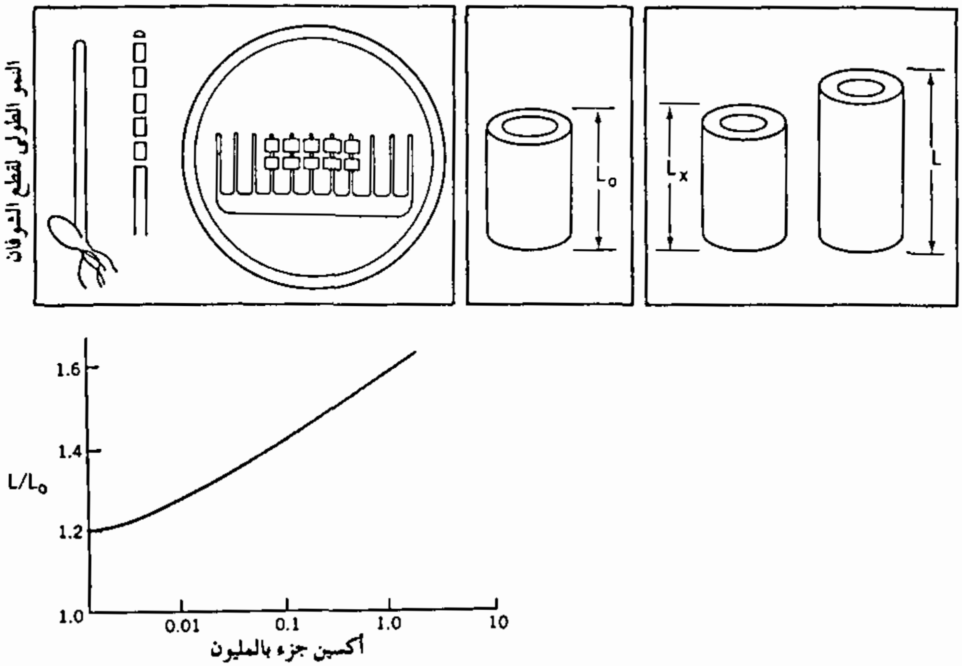
فى الظلام فى درجة حرارة 25°م ونسبة رطوبة حوالى 85%. يمكن إستعمال ضوء أحمر ضعيف فى حجرات النمو.

1– عندما تصل البادرات حوالى 25-30 مم فى الطول ننزع 4 مم من القمم، ثم تحضر قطعة طولها 3-5 مم من كل بادرة.

3– تنقع القطع فى ماء مقطر على الأقل لمدة ساعة وبعدها توزع عشوائيا على أطباق بترى تحتوى على 20 سم³ من المحلول المراد الكشف عليه.

4– بعد 12 أو 24 أو 48 ساعة فى درجة حرارة 25°م تقاس أطوال القطع باستعمال ميكروسكوب التشريح المجهز بميكروميتر عينى. اذا أريد قياس سرعة النمو تقاس اطوال القطع بعد 12 ساعة. واذا اريد قياس النمو تقاس الاطوال بعد 24 أو 48 ساعة.

كشف قطع بادرات الشوفان موضح تخطيطيا فى شكل 17-23.



شكل 17-23 : رسم تخطيطى يوضح كشف قطع الشوفان L_o = طول القطع الأصلى L_x = طول القطع الغير معاملة بعد طفوها على الماء لفترة التجربة. L = طول القطع المعاملة بعد طفوها فى محلول الاختبار لفترة التجربة. (After L. J. Audus. 1959. Plant growth substances. New York Interscience Publishers.)

فى كشف قطع بادرات الشوفان وجد أن نمو القطع يتناسب مباشرة مع اللوغريتم لتركيز منظم النمو المستعمل (انظر منحنى تأثير التركيزات المختلفة شكل 17-23). هذ بعكس كشف إنحناء بادرات الشوفان والتى فيها التأثير يتناسب مباشرة مع كمية الاكسين المستعمل. كشف إنحناء بادرات الشوفان أكثر حساسية ولكنه مرتبط بمدى قصير من التركيزات.

كشف إنحناء سوق البازلاء المقسومة The split pea stem curvature test

أول من شرح هذا الكشف ونت Went (178) فى سنة 1934 وهو يعتمد كما فى كشف انحناء باذارت الشوفان على اختلاف النمو فى جانبى البادرات. قطع من سوق البازلاء من النوع النقى (مثل ألاسكا) تقطع طوليا وتترك طافية على المحلول المراد الكشف عليه. فى البداية يحدث إنحناء سالب (إنحناء للخارج) هذا بسبب إمتصاص الماء بخلايا البشرة الداخلية. خلايا البشرة تتأثر بالاكسين بزيادة كبيرة فى النمو الطولى وزيادة قليلة جداً فى النمو العرضى ولا يمكن ملاحظتها. بينما خلايا القشرة تتأثر بالأكسين بزيادة فى النمو العرضى كبيرة جداً بالمقارنة بالزيادة فى الطول. ولهذا بعد وضع قطع سوق البازلاء المقسومة محلول الأكسين يحدث إنحناء موجباً. يكون إنحناء قطع سيقان البازلاء المقسومة متناسبا فى حدود معينة مع لوغريتم تركيز الأكسين المستعمل.

طريقة كشف قطع سوق البازلاء المقسومة كما يلى:

1— بذور البازلاء تنبت فى الظلام لمدة ثمانية أيام. الباذرات تعرض إلى ثلاثة ساعات ضوء احمر فى اليوم لزيادة حساسيتها للأكسين.

2— تقطع سيقان البازلاء وتنزع منها القمم النامية. ينزع جزأ طوله $\frac{1}{2}$ إنش ما بين السلامية الثانية والثالثة.

3— تنقع القطع فى ماء مقطر لمدة ساعة للتخلص من أى اكسين موجود فى داخل الخلايا.

4– قطع السيقان تقسم طوليا لحوالى 3 سم وتوضع فى أطباق بترى تحتوى على 25 سم^3 من محلول الأكسين. فى العادة توضع 5 إلى 6 قطع فى كل طبق.

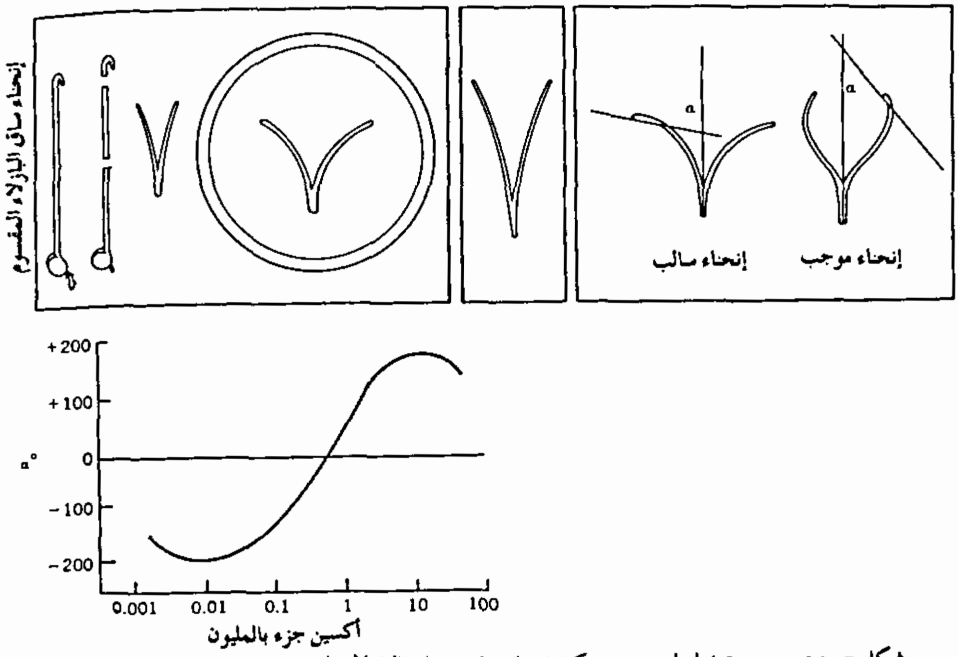
5– بعد مدة 6 ساعات إنحناء الجهة المقسومة من السوق تسجل.

كشف إنحناء قطع سوق البازلاء المقسومة وضح تخطيطيا فى شكل 17-24.

كما هو فى كشف قطع الشوفان إنتقال الأكسين ليس له تأثيراً فى كشف قطع سوق البازلاء المقسومة. ولهذا فان تأثير منظمات النمو التى لا تنتقل بسهولة فى أنسجة النبات يمكن الكشف عليها باستعمال كشف قطع سوق البازلاء المقسومة.

كشف تثبيط نمو جذور حب الرشاد Cress root inhibition test

لقد ذكرنا فى بداية هذا الفصل أن الجذور اكثر حساسية للاكسين من



شكل 17-24 : رسم تخطيطى يوضح كشف إنحناء سيقان البازلاء المقسومة.

(After L.J. Audus. 1959. Plant growth substances. New York: Interscience Publishers.)

السوق وان نموها يمكن ان يثبط بتركيزات من الأكسين التى هى فى العادة تزيد النمو فى السوق. ولذلك فان تركيزات قليلة من الأكسين تزيد النمو فى الجذور. كشف الجذور له قيمة كبيرة حيث باستعماله يمكن قياس تركيزات قليلة جداً من الأكسين والتى يمكن أن توجد فى مستخلص من النبات.

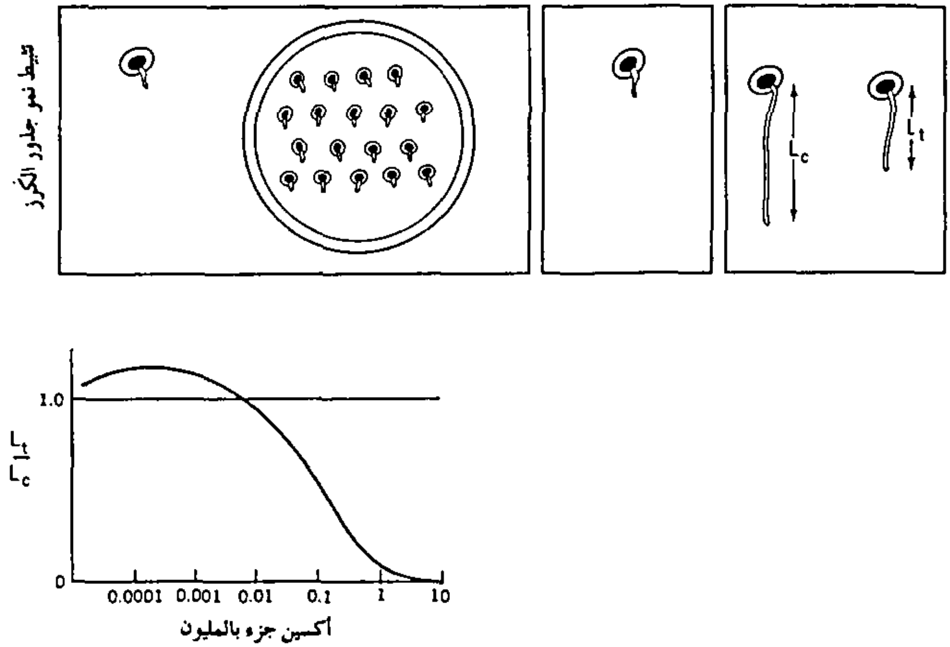
طريقة كشف تثبيط نمو جذور حب الرشاد كما يلى:

1– تعقم البذور وتنبت على ورق ترشيح مبلل بالماء.

2– عندما تصل جذور الباذرات إلى الطول المطلوب توضع فى اطباق بترى تحتوى على 15 سم^3 من المحلول المراد الكشف عليه.

3– أطوال الجذور تقاس بعد 48 ساعة.

كشف تثبيط نمو جذور حب الرشاد موضح تخطيطيا فى شكل (17-25).



شكل 25-17 : رسم توضيحى لكشف جذور الكرز L_c = طول جذر بادرات المقارنة عند نهاية وقت التجربة.
L_t = طول جذور البادرات المعاملة عند نهاية وقت التجربة.

(After L.J. Audus, 1959. Plant growth substances. New York: Interscience Publishers.)

هناك طرق أخرى للكشف على الأكسين. بعضها لاستعمالات معينة وأخرى لاستعمالات عامة. طرق الكشف المذكورة سابقا هى الاكثر استعمالا وخاصة الاستعمالات العامة. من الطرق الاربعة المذكورة كشف إنحناء باذرات الشوفان هى الأحسن للتحليل الكمى، ولكنها محدودة للمركبات التى تنتقل قطبيا وبسرعة. كشف قطع الشوفان وكشف قطع سوق البازلاء المقسومة يمكن أن تستعمل فى التركيزات العالية ولكنها لا تستعمل للتعيين الكمى للأكسين فى تركيزاته القليلة مثل تلك الموجودة فى مستخلص النبات. كشف تثبيط نمو جذور الكرز أكثر حساسية من كشف انحناء باذرات الشوفان. حيث يمكن استعماله للكشف على الأكسين فى تركيزات قليلة مثل الواحد فى المليون من المليجرام. اختلاف قليل فى تركيز الأكسين لا يمكن تعيينه بكشف نمو الجذور، استجابة هذا الكشف تقريبا يتناسب مع لوغريتم تركيز الأكسين.

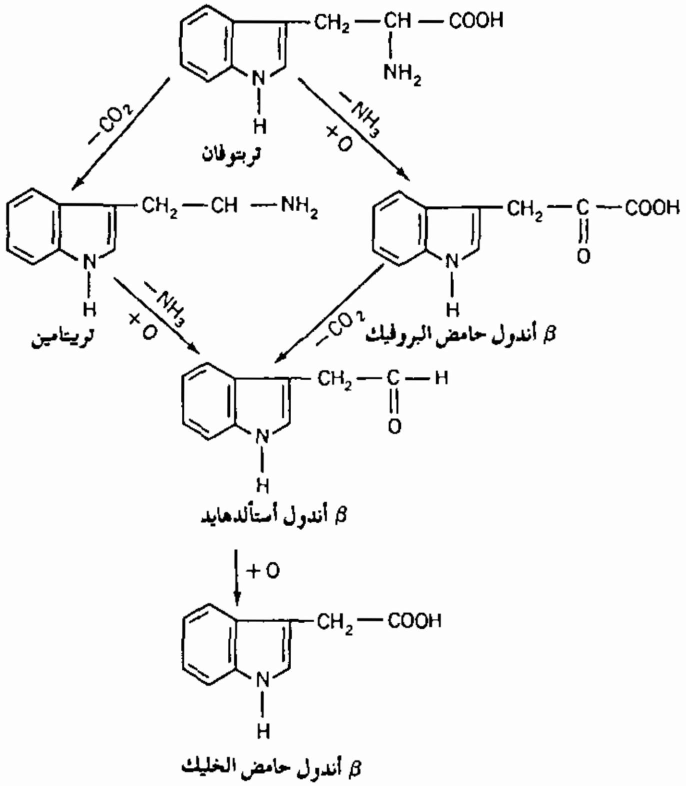
تخليق الأكسين Biosynthesis of auxin

فى بداية الدراسة على الأكسين وجد بونر Bonner (19) أن عفن الخبز rhizopus suinus يزيد من إنتاج الأكسين عندما ينمو فى بيئة تحتوى على البيتون peptone. هذا العفن فى ذلك الوقت كان أحسن مصدر للأكسين الطبيعى. هذه الزيادة فى الأكسين ناتجة من تأكسد الاحماض الامينية للببتون. بعد مرور ثلاثة سنوات تايمان Thimann (162) وضح أن هذا العفن يستطيع تحويل الحامض الأمينى تريبتوفان إلى أكسين (IAA). إلى يومنا هذا التريبتوفان يعتبر هو المادة الاولية للأكسين (IAA).

الحصول على الأكسين بطريقة مطولة من الإستخلاصات هى مصدر الخطأ فى بحوث الأكسين المبكرة. لقد وجد ان غليان أجزاء النبات (87) والإستخلاص فى درجات حرارة منخفضة (184) تقلل كثيرا من انتاج الأكسين. هذا الاكتشاف دعم مقترحات إسكوج وتايمان Skoog and Thimann (156) بان إنتاج الأكسين هى عملية إنزيمية. أخيراً انزيماً يستطيع تحويل التريبتوفان الى اكسين (IAA) استخلصه ويلدمان ومن معه wildman et-al (183) من أوراق السبانخ.

دراسة مطولة على وجود إنزيم يستطيع تحويل التريبتوفان الى أكسين IAA فى باذرات الشوفان وضحت علاقة وطيدة بين توزيع الاكسين والانزيم (182). الإنزيم موجود بكميات كبيرة فى القمم ويتناقص كلما تبتعد عن القمة إلى قواعد الباذرات.

طريقة تخليق الاكسين IAA من التريبتوفان موضحه تخطيطيا فى شكل (17-26). جوردن ونييفا Gordon and Nieva وجدا أن أقراص من الاوراق أو مستخلص من اوراق نبات الأناناس اذا خرجت مع التريبتوفان فإن تريبتامين أو الانـدول حامض البيروفيك أو IAA تتكون. لقد اقترحا أن IAA يتكون من التريبتوفان باحدى طريقتين مختلفتين. إما بانتزاع الامونيا من التريبتوفان ليتكون الانـدول حامض البيروفيك هذا بدوره يفقد ثانى اوكسيد الكربون ليكون



شكل 17-26 : التفاعل المحتمل الموصل لتكوين الأكسين من التريبتوفان.

الاندول حامض الالدهايد. أو بطريقة نزع ثانى اكسيد الكربون من التريبتوفان ليكون تريبتامين ثم تنزع الامونيا ليكون الاندول حامض الالدهايد. بأى طريقة من هذه الطرق فان الاندول حامض الالدهايد يتكون فلهذا أعتبر المادة الاولية للأكسين IAA فى النبات. هذين الطريقتين أو على الاقل طريقة واحدة وجدت فى عينات مختلفة من النبات (106، 119، 131). شروين Sherwin (150) لاحظ وجود تريبتوفان ديكربوكسيليز فى بادرات الخيار، هذا الانزيم يحول التريبتوفان إلى التريبتامين فى النبات. كذلك وجد تروس Truelsen (169) نشاط تريبتوفان ترنمينيز فى عدة انواع من النبات لقد اعتقد أن الاندول حامض البيروفيك يتكون من التريبتوفان بطريقة التبادل الأمينى. الاندول حامض الالدهايد يتأكسد ليكون IAA. تحول الاندول حامض الالداهيد إلى اكسين IAA حدث فى عدة مناسبات باستعمال مستخلص الأنزيم من نباتات مختلفة (152).

جوردن Gordon (77) فى مراجعة لموضوع تخليق الأكسين، أقترح أن الاكسين يمكن أن ينتج بطرق مختلفة خلال نمو النبات. بالأحرى فإنه من الممكن أن يتكون الأكسين بطريقة مختلفة عنها فى الاوراق أو فى قمم الباذرات.. . إلخ. لقد أعطى مثلا تأكسد الجلوكوز فى النبات حيث أن هناك طرق مختلفة لتأكسد الجلوكوز خلال فترات نمو النبات.

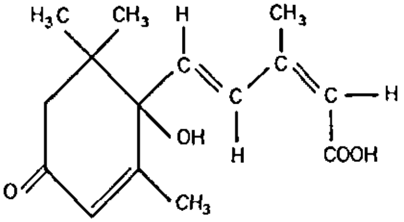
وجود الاندول اسيتونيتريل (IAN) فى بعض النباتات يدل على وجود طريقة أخرى لتخليق الأكسين. فى بعض انواع النبات IAN الذى ليس له نشاط أكسينى يستطيع أن يتحول بسرعة إلى أكسين (IAA) فى وجود الأنزيم نيتريليز. هناك اعتقاد عام أن IAN لايوجد فى حالة حرة فى النبات ولكنه فى مكونات تيوجلوكوسيد thioglucoside أو جلوكوبراسيسين glucobrassicin (132).

الهرمونات النباتية الأخرى Other plant hormones

أبسجن Abscisin II

فى سنة 1965 إستخلص مجموعة من العلماء فى جامعة كاليفورنيا (ديفز)

مثبط للنمو من ثمار القطن سموه أبسجن II (127). التركيب الجزيئى للأبسجن II كما هو موضح:



Abscisin II

منذ فصل الأبسجن II والتعرف على خواصه وجد له مدى واسع من التأثيرات البيولوجية. مثلا اسراعه فى سقوط الفاكهة (خاصة فى القطن) وشحوب الاوراق فى بعض إنواع من النبات (7)؛ وتثبيط زيادة الطول فى قطع بادرات الشوفان المتسبب من الأكسين (136، 148)؛ وتثبيط إنبات بذور الدردار ash والسلاطه lettuce (140، 145). وتثبيط التزهير فى نبات اللوليوم lolium (62) temulentum؛ ويعاكس تأثير الجبرلين فى إنتاج α أميليز فى طبقات الاليرون المفصولة من الشعير (9943).

إيجلز وويرنج Eagles and Wareing (60، 61) إستخلصا فى سنة 1963 مثبط غير نقى متراكم فى أوراق نبات البتولا birch. عندما تعامل أوراق البتولا بالمثبط فان البرعم الطرفى يتوقف تماماً عن النمو. هذا قاد إيجلز وويرنج للاعتقاد بان هذا المركب يسبب السبات وأعطى اسم دورمين dormin قبل أن يفصل من النبات.

نتيجة لذلك كمفورت Comfort ومساعديه فصلوا دورمين فى حالة نقية من مستخلص الميثانول لأوراق الجميز sycamore. درست هذه المجموعة خواص المثبط الطبيعية والكيماوية قادتهم إلى التعرف أن دورمين مشابه للأبسجن II (48، 49). حيث أن الأبسجن II فصل من ثلاثة أنواع مختلفة من النبات فقد أعتقد أن الأبسجن II يوجد فى نباتات كثيرة.

فى أحوال كثيرة من نمو النبات حامض الإبسيزيك (ABA) يمكن أن يعاكس

أو تعاكسه الأكسينات والجبرلينيات والسيتوكينينيات. مثلا تثبيط الإنبات فى بذور السلاطة بحامض الإبسيزيك يمكن اعكاسه بالكاينتين (140). حامض الجبرليك (GA) يمكن أن يتغلب على تأثير حامض الابسيزيك المثبط على إنبات بذور الدردار (157)، وعلى ظهور براعم البطاطس، وعلى إطالة قطع أوراق الذرة الطويلة (70). الإسراع فى سقوط أعناق الاوراق فى بادرات القطن بحامض الإبسيزيك يمكن أن نمنعه بالأكسين (174). كذلك حامض الإبسيزيك يمنع إنتاج الإيثيلين بسبب الأكسين (111). إنه غير واضح كيف حامض الإبسيزيك يعكس أو تعاكسه الهرمونات التى تزيد النمو. يمكن حامض الأبسيزيك ينافس هرمونات النمو فى بعض مواقع الانزيمات الخاصة. لو هذا صحيح كان تأثير حامض الإبسيزيك يمكن معادلته بزيادة كمية كافية من تركيزات هرمونات النمو العالية، ولكن هذا لم يسجل. هناك طريقتين أخريين، حامض الإبسيزيك يمكن ينافس تأثير هرمونات النمو بمنع تكوينها الحيوى أو باسراع تخميلها فى النبات. مثلا باعطاء حامض الابسيزيك يخفض من المحتوى الجبرلينى فى بادرات الذرة، هذا يدل على أن حامض الابسيزيك يمنع التكوين الحيوى للجبرلين (174).

الانتقال Translocation يحدث تخليق حامض الإبسيزيك فى الأوراق النامية ومن هناك ينتقل بسهولة إلى القمم النامية من خلال أعناق الاوراق وأنسجة سيقان النبات. سرعة حركته على الاقل فى القطن حوالي 20 إلى 30 مم/ساعة (95). تقريبا إنتقال حامض الأبسيزيك يحدث فى اللحاء وفى بعض الأحوال في الخشب. تحليل محتويات الانابيب الغربالية للحاء وسائل الخشب وجد أنه يحتوى على حامض الابسيزيك (132).

التركيب Chemistry حامض الابسيزيك هو سسكويتربين *sesquiterpene* وهو مركب يتكون من ثلاث وحدات أيسوبرين isoprene. حيث أن الجبرلين كذلك أيسوبرين ومثل حامض الأبسيزيك يبدأ تخليقه من الميفالونيت mevalonate. يبدو أن الخطوات الأولى فى تكوين هذين الهرمونين يحدث بنفس الخطوات.

وضح فيلبس Phillips (132) أن إعطاء النباتات الراقية ميثالونيت يتكون منها حامض الأبسيزيك. بعض البحاث يعتقدون أن حامض الابسيزيك يحدث نتيجة التأكسد الضوئي للزنتوفيلز xanthophylls مثل الفايولكسنتين violaxanthin. هذا الاعتقاد مبنى على أساس التشابه بين التركيب الجزيئى لهذين المركبين.

حامض التروماتيك Traumatic acid

تكوين أنسجة الجروح على النباتات التي تجرح بطريقة أو أخرى (كما في التشذيب) ظاهرة كثيرة الحدوث. فى النصف الثانى من القرن التاسع عشر أقترح أن الأنسجة المعطوبة يمكن أن تنتج مادة، عندما تنتقل هذه المادة إلى الخلايا المجاورة الغير معطوبة تجعلها خلايا مرستيمية (13). هبرلاندت (89) Haberlandt في سنة 1913 وضح أن مستخلص من خلايا معطوبة يستطيع أن يسبب الإنقسام اذا أعطى إلى خلايا غير معطوبة.

بحوث أخرى وخاصة بحوث وهنلت Wehnelt (175) وبونر وانجلش (26) Bonner and english قادت إلى استخلاص مركب نشط جداً فى تسبب الإنقسام في خلايا قرون الفول الخضراء. هذا الهرمون سلسة مستقيمة حامض الدايكربوكسيلك dicarboxylic acid أعطى إسم حامض الثروماتيك. تركيبه كالآتى: $HOOC - CH = CH - (CH_2) - COOH$

تأثير حامض الثروماتيك فى تسبب إنقسام الخلايا ليس عاماً. فى الحقيقة معظم أنسجة النبات لا تستجيب لحامض الثروماتيك، هذا يقترح أن يمكن يكون هرمون خاص بالجروح فى أنسجة قرون الفول (52).

الكالينس Calines

تراكم المعلومات أن تأثيرات الأكسين على النمو فى الجذور والسوق والاوراق ليست بالتفاعلات المنفصلة ولكن يدخل فيها هرمونات طبيعية أخرى.

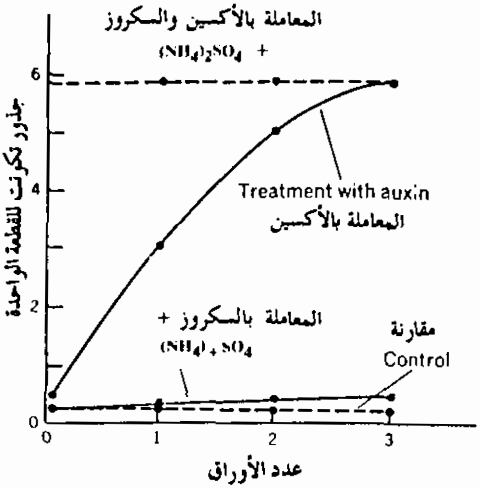
هذه الهرمونات كما أقترح يجب وجودها فى تركيزات معينة ليتسنى للأكسين تسبب تأثيراته على النمو. هناك دلائل غير مباشرة لوجود ثلاثة من هذه الهرمونات: ريزوكالين rhizocaline (كالين الجذور) وكاولوكالين caulocaline (كالين السوق) وفايلوكالين phyllocaline (كالين الاوراق).

لقد لوحظ أن وجود الاوراق والبراعم على قطع السيقان ضروريا لإنشأ الجذور بالأكسين. وفى الواقع وفي بعض الحالات عدد معين من الاوراق ضروريا لظهور الجذور. فى محاولة لتفسير هذه الظاهرة هناك قسمين من التفكير 1- أن الاوراق تنتج مركب، هذا المركب مع الأكسين يسبب تكوين الجذور. 2- الاوراق لا تنتج أى هرمون خاص بالجذور ولكنها فقط توفر المواد الغذائية التى هى ضرورية لنمو الجذور.

بويلين وونت Bouillenne and Went (28) أول من أقترحا وجود هرمون مكون للجُذور ينتج فى الاوراق وينتقل قطبيا إلى أسفل فى السوق. سميا هذا الهرمون ريزوكالين أخيرا بحث قام به كوبر Cooper (47) ساند هذه الملاحظات. حيث وجد أن قطع سيقان الليمون تتأثر بالاكسين بانشأ جذور عرضية. مع ذلك لو نزع جزأ الساق الذي يحتوى على الجذور ثم أعطى النبات أكسين مرة أخرى فانه لا يكون جذور مع وجود الاوراق التى تعطي المواد الغذائية. اقترح كوبر أن هناك قيمة محدودة من الريزوكالين الذى أستنفد فى إعطائه كمية الأكسين الاولى. فى السنوات التالية هناك عديد من البحوث تساند نظرية الريزوكالين. مع ذلك لم يحدث ان يفصل الريزوكالين هذا يتركنا فقط مع الدلائل الغير مباشرة على وجوده.

من جهة أخرى فان أفربيك ومن معه Van Overbeek et-al (172) قدم توضيح مقنع أن ظهور الجذور على قطع سوق الخبيزة hibiscus يعتمد اعتماداً كليا على المواد الغذائية المنتجة في الاوراق. لقد وضحوا أن تأثير الاوراق على تكوين الجذور يمكن أن يحل محله سكر ومركب نيتروجين (شكل 17 - 27).

وجود هرمون مكون للسوق إقترحه أولا ونت فى سنة 1938 الذى سماه



شكل 17-27 : تحفيز الأوراق لقطع الخبيزة الحمراء التي تكون عليها جذور بالمعاملة بالأكسين تأثير الأوراق المحفز يمكن أن يحل محله 4% سكروز و0.1% ، $(NH_4)SO_4$.
(After J. van Overbeek et al. 1946. Am. J. Botany 33:100.)

كاولوكالين (179). يتكون هذا الهرمون فى الجذور وينتقل إلى مناطق تأثيره في السوق. مع ذلك هناك دلائل متضاربة من بحوث وضحت نمو أجزاء من السوق فى الضوء على مواد غير عضوية بسيطة (113،153). شرح ونت (180) هذه النتائج كحالات غير إعتيادية فيها الكاولوكالين يتكون فى السوق.

الفايلوكالين كذلك سماه ونت (180) يزيد من تطور الطبقات الوسطى فى الاوراق. تكوينه يحدث في وجود الضوء فقط أى أنه ينتج بالكيمياء الضوئية (82). مكان إنتاجه الحقيقى لم يعرف ولكن على الأقل باحث واحد أقترح ان يكون الفلقات. بونر ومن معه (18) وضحوا أن نمو أقراص من الاوراق فى محلول سكر يزيد كثيراً باضافة مستخلص فلقات البازلاء. هل هذا نتيجة عوامل النمو الموجودة فى المستخلص أو راجع لوجود مركب خاص، لا نعلم. مرة أخرى إلى حين فصل الفيلوكالين لا نستطيع إلا أن نستدل على وجوده

الفيتامينات Vitamins

الفيتامينات هى مركبات عضوية فى تركيزات منخفضة تستطيع أن تساعد أو تنظم بعض المهمات فى تفاعلات الخلايا. معظم النباتات الراقية تستطيع أن تكون جميع الفيتامينات الضرورية لنموه العادي. بينما الحيوان لا يستطيع ذلك. لهذ الفيتامينات يجب أن تكون فى غذاء معظم الحيوانات.

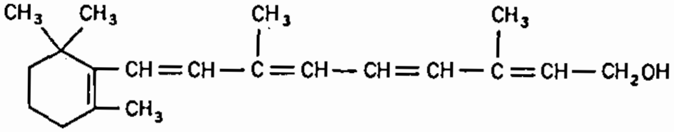
حيث أن النباتات تستطيع أن تكون الفيتامينات فانه من الصعب دراسة تأثيرها على النبات. مثلا فى دراسة تأثير الفيتامينات على الحيوان يمكن أن نعطيها غذاء بدون فيتامين لدراسة تأثير نقص الفيتامين، مع هذا فى معظم الأحيان تأثير الفيتامينات على النبات يمكن أن يعرف من مهمته فى تأثيراته الحيوية فى الحيوان. بالطبع إثبات تجريبى مباشر مرغوب فيه، لقد طورت طرق أخيراً للتعرف على تأثيرات نقص الفيتامينات فى النبات.

طريقة لدراسة مهمة الفيتامينات فى النبات هى فصل ونمو عضو من النبات (مثلا جذر) غير قادر لتكوين فيتامين معين. تحت الظروف العادية الفيتامين الناقص ينتقل من مكان إنتاجه إلى العضو الذى يحتاج اليه. فصل هذا العضو وتنميته يسمح للباحث دراسة مهمة الفيتامين فى تطوير ذلك العضو.

طريقة أخرى لانشأ نقص فيتامين فى النبات هى إزالة العوامل الضرورية لتكوين هذا الفيتامين من المحيط حوالى ذلك النبات. مثلا فيتامينات كثيرة تحتاج الضوء حتى تتكون طبيعيا فى النبات (3)، لذلك النمو فى الظلام يسبب نقص للفيتامين.

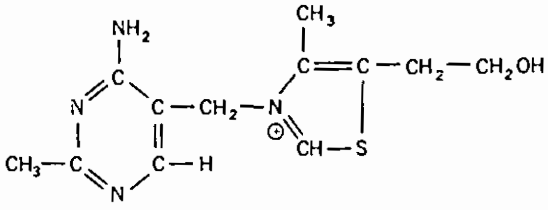
فيتامين آ Vitamin A : فيتامين آ لا يوجد فى النبات إلى حد الآن. مع أن المواد الاولية لفيتامين آ الكراتينويدز carotenoids توجد فى جميع أجزاء النبات وهى تتكون فى نفس العضو التى توجد به (22). لقد سبق أن ناقشنا مهمات الكراتينويدز فى النبات فى الفصل الخاص بالتمثيل الضوئي.

تكوين الكراتينويدز يمكن أن يحدث فى الظلام، ولكن الضوء يزيد من سرعته (3). إنتقال فيتامين آ لم يوضح إلي حد الآن وحيث أنه ينتج فى جميع اجزاء النبات، أذن إنتقاله من عضو إلى آخر ليس له أهمية كبيرة. التركيب الكيماوى لفيتامين آ كما هو موضح:

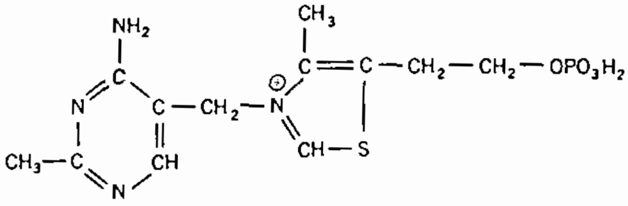


Vitamin A

ثيامين (فيتامين ب ١) Thiamine (Vitamin B_1) : أهمية التباين للنشاط الحيوى للخلايا معروف من دوره كمساعد إنزيم فى إزالة ثانى اكسيد الكربون لـ α احماض الكيتو α keto acids (مثلا البيروفيت و α كيتو جلوفاريت). فيتامين ب عامة يوجد فى شكلين، شكل حر وهو التبامين وشكل مربوط يعرف بالثيامين بيروفسفيت. فى حبوب النجيليات والتى توجد فيها كمية كبيرة من الثيامين الشكل الحرّ هو السائد (130). تقريبا هذا الشكل هو الذى يوجد به الفيتامين المخزون. مع ذلك الشكل النشط للفيتامين هو التيامين بيروفسفيت الذى يتكون بتحول البيروفسفيت من ATP إلى التيامين، التركيب الكيميائى للثيامين والثيامين بيروفسفيت كما هو موضح:



Thiamine

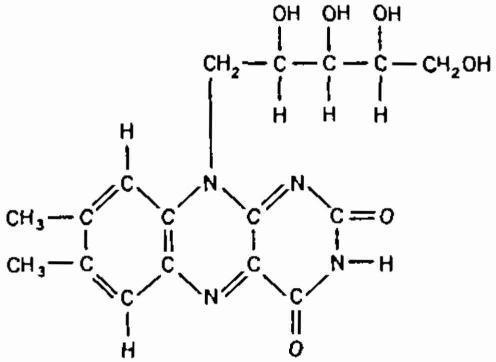


Thiamine pyrophosphate

يوجد الثيامين فى تركيزات عالية فى المناطق النشطة فى النمو من النبات (21). هناك دلائل على أن تكوين الثيامين يحدث فى الاوراق (21) وفى الغالب يعتمد على وجود الضوء (24).

يمكن توضيح نقص الثيامين فى مزرعة معقمة للجذور المفصولة، فى هذه المزرعة لا يحدث نمو عادى إلا اذا أضيف الثيامين. تقريبا المجموع الجذرى لمعظم النباتات لا تكون كميات كافية من الثيامين لمواجهة إحتياجها. تجارب نزع اللحاء لنباتات الطماطم وضحت أن الثيامين ينتقل من الاوراق إلى الجذور فى اللحاء (27).

ريبوفلافين (فيتامين ب$_2$) Riboflavin (vitamin B$_2$) : يوجـد ريبوفلافيـن في النباتات عامة (3) والذى يوجد بشكل مربوط. مهمة الريبوفلافين كجزأ من الانزيم المساعد فلافين مونوثيوكليوتايد *flavin mononucleotide* (FMN) وفلافين أدنين داينيو كليوتايد flavin adenine dinucleotide (FAD) واللذان يدخلان فى التأكسد البيولوجي. كذلك يعتقد البعض أن FMN يدخل فى التمثيل الضوئى حيث يشارك فى إنتقال الإلكترونات. التركيب الكيماوى للريبوفلافين كالآتي :

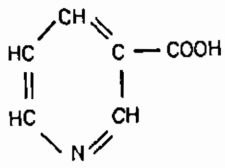


Riboflavin

حيث أن الريبوفلافين ينتج بكميات كافية فى كل اجزاء النبات فان علامات نقصانه لا تظهر على النبات. تقارير قليلة عن زيادة نمو النبات باضافة الريبوفلافين لم تؤكد بعد، يمكن الريبوفلافين أن يدخل فى ميكانيكية تخميل الأكسين (69).

حامض النيكوتين (نياسين) Nicotinic acid (niacin) : أهمية حامض النيكوتين البيولوجية عرفت عندما وجد عامة فى شكل NADP و NAD كمساعد إنزيم فى عمليات كثيرة من إنتقال الايدروجين. حامض النيكوتين يوجد بكثرة فى النبات (88) ومع الريبوفلافين يوجد بتركيزات عالية غير إعتيادية فى حبوب القمح (92).

التركيب الكيماوى لحامض النيكوتين كالآتي :

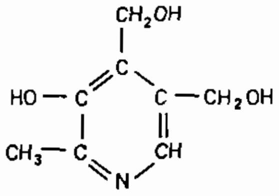


Nicotinic acid

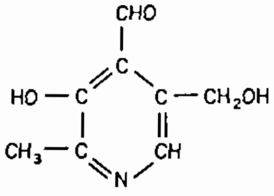
ظواهر نقصانه يمكن تمييزه بسهولة فى مزرعة الجذور المفصولة، حيث حامض النيكوتين لا يتكون بكميات كافية فى معظم الجذور لمواجهة احتياطات النمو العادي. إنقسام الخلايا وإتساعها وأعداد صفوف الخلايا كلها يمكن أن تنقص فى مزرعة الجذور المنفصلة نتيجة لنقص حامض النيكوتين (4).

الحقيقة أنه قد اقترح أن يكون التريبتوفان هو المادة الاولية لحامض النيكوتين (94) والأكسين (162) قاد لدراسة إمكانية تداخل بين الاكسين وحامض النيكوتين. جالستون Galston (68) وجد أن حامض النيكوتين له تأثير مساعد مع الأكسين فى تكوين الجذور. زيادة إلى ذلك وجد أن الأكسين يمنع نمو البراعم المتسبب بحامض النيكوتين. بدون شك هذه التداخلات سببها أن هذين المركبين لهما نفس المادة الاولية وهى التريبتوفان.

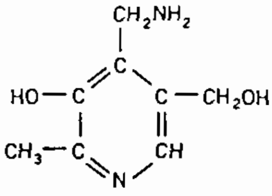
بيردكسين وبيردكسال وبيردكسامين (فيتامين B_6 المركب) Pyridoxine, Pyridoxal, and Pyridoxamine (vitamin B_6 complex) : المركبات الثلاثة المذكورة اجزاء من B_6 المركب، لا يعتبر أحداها فيتامينا، حيث كل الثلاثة نشطة فى غذاء النبات. مع ذلك لقد اقترح أن بيردكسين يتحول إلى بيردكسال ثم إلى بيردكسامين فوسفيت. مشتقات الفوسفيت وخاصة بيردكسال فوسفيت يمثل الشكل النشط للبيردكسين. التركيب الكيماوى للمكونات الثلاثة لـ B_6 المركب ومشتقاتها الفوسفيتية كالآتى :



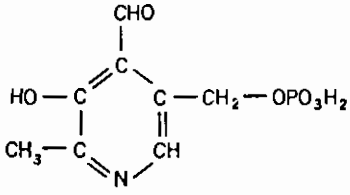
Pyridoxine



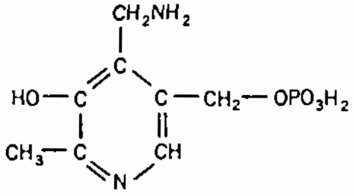
Pyridoxal



Pyridoxamine



Pyridoxal phosphate



Pyridoxamine phosphate

فيتامين B_6 موزع فى جميع إجزاء النبات، يوجد فى السوق والاوراق والجذور والبذور والثمار (24). مع ذلك هناك دلائل على أن معظم الفيتامين الموجود فى الجذور منتقل إليها من الاوراق. حيث أن فيتامين B_6 عامل ضرورى للنمو فى مزارع الجذور. بالإضافة نزع اللحاء لاعناق الاوراق والسوق ينتج عنه تراكم فيتامين B_6 فوق الجزء المنزوع. هذه التجارب كذلك أوضحت أن فيتامين B_6 ينتقل فى أنسجة اللحاء وعامة فى إتجاه انتقال المواد الغذائية.

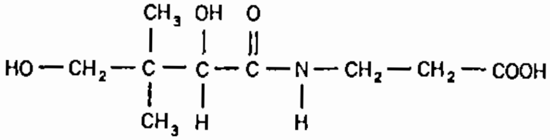
ألمستراند Almestrand (10،9) لاحظ نقص فى إنقسام الخلايا فى الجذور المفصولة نتيجة لنقص فيتامين B_6. منافسة دكسوزيبردكسين desoxypyridoxine للبردكسين يسبب نقص فى نمو مزرعة جذور الطماطم والذى يمكن التغلب عليه بزيادة بيرودكسين (17).

أهم عمل فسيولوجى لفيتامين B_6 يمكن ايجاده فى مشاركته للبيردكسال فوسفيت كمساعد إنزيم فى التغيرات الحيوية الأمينية. تفاعلات نزع الأمونيا وثانى أكسيد الكربون أهم عمل لهذا الفيتامين. كذلك لقد أقترح أن فيتامين B_6 يمكن أن يشارك فى تكوين التريبتوفان وحامض النيكوتين.

حامض البنتوثنيك Pantothenic acid : يوجد حامض البنتوثنيك فى معظم اجزاء النبات، يقول بونر ودورلاند Bonner and Dorland (25) أنه يتكون فى معظم هذه الاجزاء. أعلا تركيزات لحامض البنتوثنيك وجدت فى طبقة الأليرون لحبوب القمح (92).

من النادر أن يوجد حامض البنتوثنيك فى شكل منفصل، عمليا كله موجود فى شكل مساعد انزيم A. مساعد الانزيم A يدخل فى تفاعلات الإنتقال من جزيء إلى آخر والذى لها أهمية كبيرة فى التغيرات الحيوية للكربوايدرانات والدهن.

التركيب الكيماوى لحامض البنتوثنيك كالآتى:

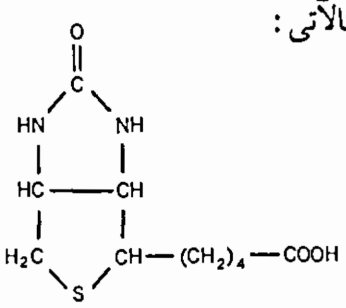


Pantothenic acid

إلى حد الآن لم توضح نقصان النمو فى النبات بنقص حامض البنتوثنيك

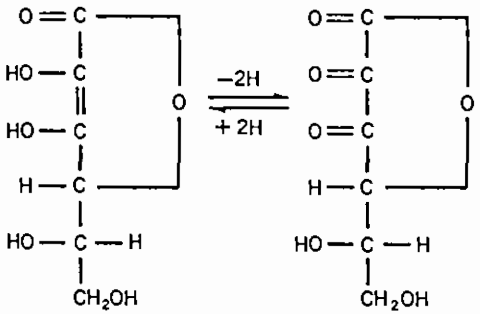
استغلال حامض الخليك كمصدر للكربون فى أزهار الطماطم المنفصلة نقص بنقصان حامض البنتوثنيك (110). لقد اقترح كذلك أن حامض البنتوثنيك يمكن أن يدخل فى التزامن الضوئى للنبات (105).

بيوتين Biotin : وجد البيوتين فى جميع اجزاء النباتات الراقية (24،159) نشاط البيوتين فى النباتات الراقية نسبيا غير معروف، معظم معلوماتنا عن نشاطه فى النشاط الحيوى للخلية جاء من بحوث على كائنات دقيقة. الفيتامين نشط فى التغيرات الحيوية لحامض الاسبرتيك وتفاعلات نزع ثاني اكسيد الكربون للمواد المتوسطة لدورة إكربس Kerbs cycle وتكوين حامض الأوليك oleic acid (67). التركيب الكيماوى للبايوثين كالآتى :



Biotin

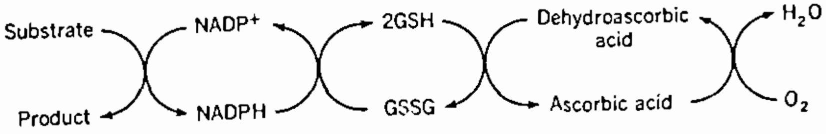
حامض الاسكوربيك (فيتامين C) Ascorbic acid (vitamin c) : يوجد حامض الاسكوربيك فى جميع اجزاء النبات، أعلى تركيزات وجدت فى الأوراق الخضراء وفى بعض الفاكهة (3). معظمه يوجد بشكل حامض الاسكوربيك، ولكن كميات قليلة بشكل متأكسد، كذلك بصفة عامة يوجد حامض الديهايدرو سكوربيك. إنتقال الفيتامين فى النبات لم يوضح بعد. التركيب الكيماوى لحامض الاسكوربيك فى شكليه المختزل والمؤكسد كالآتى :



Ascorbic acid — Dehydroascorbic acid

حامض الاكسوربيك يتأكسد بسرعة إلى حامض الديهايدرو سكروبيك الذى بدوره يمكن أن يختزل مرة أخرة بالانزيمات المحتوية على النحاس، إنزيم حامض الاسكوربيك أكسيديز يوجد فى النبات. بسبب قدرته على التأكسد والاختزل المتعاكس حامض الاسكوربيك اقترح أن يكون عامل مساعد فى العمليات الفوسفورية فى التمثيل الضوئى (12)، ومنظم مهم لحالات التأكسد والاختزل للبروتوبلازم، وكمؤثر فى حالة تأكسد ونشاط انزيمات SH (3).

فيتامين C يمكن ان يدخل فى انتقال الايدروجين من NADPH إلى الأكسجين بالقيام بدوائر من تفاعلات تأكسد وإختزال تقترن بحالات تأكسد واختزال للجلاتنيون (GSSG إلى GSH). مسار الإلكترون كما يلى :



فيتامين K Vitamin K : فيتامين K فى النباتات الراقية ثابت الوجود (93). أعلى تركيزات للفيتامين موجود فى البلاستيدات الخضراء (50) الذى يمكن ان يكون نشط كعامل مساعد فى سلسلة من إنتقال الالكترون فى التمثيل الضوئى (11). لم نعرف مهمة أخرى لفيتامين K فى النبات غير انتقال الإلكترون.

استكشاف مهمة الفيتامينات المختلفة فى النشاط الحيوى للخلايا هو عمل أكاديمى اكثر منه ضرورة. كقاعدة النبات الاخضر العادى لا يعانى من نقص فى الفيتامينات لانها تكون ما تحتاجه. تلك الإعضاء من النبات الذى لا تكون كميات كافية من الفيتامينات لمواجهة احتياجاتها تنقل إليها من اعضاء أخرى. لهذا السبب اعضاء النبات مثل الجذور لو فصلت فى مزرعة تحتاج فى بعض الأحيان إلى زيادة بعض الفيتامينات.

REFERENCES

1. Ables, F. B. 1967. Mechanism of action of abscission accelerators. *Physiol. Plant.* 20:442.
2. Aberg, B. 1958. Ascorbic acid. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 6:479. Berlin: Springer.
3. Aberg, B. 1961. Vitamins as growth factors in higher plants. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 14:418. Berlin: Springer.
4. Addicott, F. T. 1941. Effects of root-growth hormones on the meristem of excised pea roots. *Botan. Gaz.* 102:576.
5. Addicott, F. T., and R. S. Lynch. 1951. Acceleration and retardation of abscission by indole-acetic acid. *Science 114:688.*
6. Addicott, F. T., and R. S. Lynch. 1955. Physiology of abscission. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 6:211.
7. Addicott, F. T., K. Ohkuma, and O. E. Smith. 1965. 149th Meeting of the Am. Chem. Soc. Detroit, Michigan.
8. Addicott, F. T., O. E. Smith, and J. L. Lyon. 1965. Some physiological properties of abscisin II. *Plant Physiol.* 40: Suppl. XXVI.
9. Almestrand, A. 1950. Growth factor requirements of isolated wheat roots. *Physiol. Plant.* 3:293.
10. Almestrand, A. 1951. The effects of pyridoxine on the growth of isolated grass roots. *Physiol. Plant.* 4:224.
11. Arnon, D. I. 1959. Chloroplasts and photosynthesis. In *The photochemical apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:181.
12. Arnon, D. I., F. R. Whatley, and M. B. Allen. 1955. Vitamin K as a cofactor of photosynthetic phosphorylation. *Biochim. Biophys. Acta* 16:607.
13. Audus, L. J. 1959. *Plant growth substances.* New York: Interscience Publishers.
14. Beck, W. A. 1941. Production of solutes in growing epidermal cells. *Plant Physiol.* 16:637.
15. Beyer, A. 1928. Beiträge zum Problem der Reizleitung. *Z. Botan.* 20:321.
16. Beyer, E. M. 1973. Abscission: support for a role of ethylene modification of auxin transport. *Physiol. Plant.* 52:1.
17. Boll, W. G. 1954. Inhibition of growth of excised tomato roots by desoxypyridoxin and its reversal by pyridoxin. *Science* 120:991.
18. Bonner, D. M., A. J. Haagen-Smit, and F. W. Went. 1939. Leaf growth hormones. I: A bioassay and source for leaf growth factors. *Botan. Gaz.* 101:128.
19. Bonner, J. 1932. The production of growth substances by *Rhizopus suinus. Biol. Zbl.* 52:565.
20. Bonner, J. 1933. The action of the plant growth hormone. *J. Gen. Physiol.* 17:63.
21. Bonner, J. 1942. Transport of thiamin in the tomato plant. *Am. J. Botan.* 29:136.
22. Bonner, J. 1950. *Plant biochemistry.* New York: Academic Press.
23. Bonner, J. 1961. On the mechanics of auxin-induced growth. In *Plant growth regulation.* Intern. Conf. Plant Growth Reg. 4th. Ames, Iowa: Iowa State University Press.
24. Bonner, J., and H. Bonner. 1948. The B vitamins as plant hormones. *Vitamins Hormones* 6:225.

25. Bonner, J., and R. Dorland. 1943. Some observations concerning riboflavin and pantothenic acid in tomato plants. *Am. J. Botan.* 30:414.
26. Bonner, J., and J. English, Jr. 1938. A chemical and physiological study of traumatin, a plant wound hormone. *Plant Physiol.* 13:331.
27. Bonner, J., and A. W. Galston. 1952. *Principles of plant physiology*. San Francisco: W. H. Freeman.
28. Bouillenne, R., and F. W. Went. 1933. Recherches experimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures. *Ann. Jard. Botan. Buitenzorg.* 43:25.
29. Boysen-Jensen, P. 1910. Über die Leitung des phototripischen Reizes in Avenakeimpflanzen. *Ber. D. Botan. Ges.* 28:118.
30. Boysen-Jensen, P. 1911. La transmission de l'irritation phototropique dans l'Avena. K. *Danske Vidensk. Selsk.* 3:1.
31. Boysen-Jensen, P. 1913. Über die leitung des phototropischen Reizes in der *Avena*-koleoptile. *Ber. D. Botan. Ges.* 31:559.
32. Briggs, W. R. 1963. Mediation of phototropic responses of corn coleoptiles by lateral transport of auxin. *Plant Physiol.* 38:237.
33. Briggs, W. R. 1964. *Phototropism in higher plants.* In A. C. Giese, ed., Photophysiology I. New York: Academic Press.
34. Briggs, W. R., R. D. Tocher, and J. F. Wilson. 1957. Phototropic auxin redistribution in corn coleoptiles. *Science* 126:210.
35. Brown, R., and J. F. Sutcliffe. 1950. The effects of sugar and potassium on extension growth in the root. *J. Exptl. Botan.* 1:88.
36. Bünning, E., H. J. Reisener, F. Weygand, H. Simon, and J. F. Klebe. 1956. Versuche mit redoactiver Indolylessigsäure zur Prüfund der sogenannten Ablenkung des Wuchshormonstromes durch Light. *Z. Naturforsch.* 11B:363.
37. Burg, S. P. 1968. Ethylene, plant senescence and abscission. *Plant Physiol.* 43:1503.
38. Burström, H. 1942. Die osmotischen Verhältnisse während das Streckungswachstum der Wurzel. *Ann. Agr. Coll.* (Sweden).
39. Champagnat, P. 1955. Les corrélations entre feuilles et bourgeons de la pousse herbacée du lilas. *Rev. Gen. Botan.* 62:325.
40. Cholodny, N. 1924. Über die hormonale Wirkung der Organispitze bei der geotropischen Krummung. *Ber. Deut. Botan. Ges.* 42:356.
41. Cholodny, N. 1926. Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. wiss Botan.* 65:447.
42. Cholodny, N. 1931. Zur Physiologie des pflanzlichen Wuchshormons. *Planta* 14:207.
43. Chrispeels, M. J., and J. E. Varner. 1967. Hormonal control of enzyme synthesis: on the mode of action of gibberellic acid and abscisin in aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42:1008.
44. Cleland, R. E., and H. Burström. 1961. Theories of the auxin action on cellular elongation. *A summary.* In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 14:807. Berlin: Springer.
45. Coartney, J. S., D. J. Morre, and J. L. Key. 1967. Inhibition of RNA synthesis and auxin-induced cell wall extensibility and growth by actinomycin D. *Plant Physiol.* 42:434.
46. Cooil, B., and J. Bonner. 1957. The nature of growth inhibition by calcium in the *Avena* coleoptile. *Planta* 48:696.

47. Cooper, W. C. 1935. Hormones in relation to root formation on stem cuttings. *Plant Physiol.* 10:789.
48. Cornforth, J. W., B. V. Milborrow, and G. Ryback. 1965. Identity of sycamore "dormin" with abscisin II. *Nature* 205:1269.
49. Cornforth, J. W., B. V. Milborrow, and G. Ryback. 1965. Synthesis of (±) abscisin II. *Nature* 206:715.
50. Dam, H., E. Hjorth, and I. Kruse. 1948. On the determination of vitamin K in chloroplasts. *Physiol. Plant.* 1:379.
51. Darwin, C. 1881. *The power of movement in plants.* New York: D. Appleton and Company.
52. Davies, E. A. 1949. Effects of several plant growth-regulators on wound healing of sugar maple. *Botan. Gaz.* 111:69.
53. De Hertogh, A. A., D. C. McCune, J. Brown, and D. Antoine. 1965. The effect of antagonists of RNA and protein biosynthesis on IAA and 2, 4-D induced growth of green pea stem sections. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 23:23.
54. Devlin, R. M. 1964. Effects of parachlorophenoxyisobutyric acid on abscission of debladed petioles of *Phaseolus vulgaris. N. Dakota Acad. Sci. Proc.* 18:75.
55. Devlin, R. M., and I. E. Demoranville. 1967. Influence of gibberellic acid and gibrel on fruit set and yields in *Vaccinium macrocarpon* cv. Early Black. *Physiol. Plant.* 17:587.
56. Devlin, R. M., and M. A. Hayat. 1966. Effects of indole-3-acetic acid and parachlorophenoxyisobutyric acid on abscission in petioles of debladed leaves of *Phaseolus vulgaris. Amer. J. Bot.* 53:115.
57. Devlin, R. M., and W. T. Jackson. 1961. Effect of p-chlorophenoxyisobutyric acid on rate of elongation of root hairs of *Agrostis alba.* L. *Physiol. Plant.* 14:40.
58. Dolk, H. E. 1930. Geotropic en Groeistof. Dissertation, Utrecht; English transl. by F. Dolk-Hoek and K. V. Thimann, 1936. *Rec. Trav. Botan. Néerl.* 33:509.
59. DuBuy, H. G., and E. Neurenbergk. 1934. Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II. *Ergeb. Biol.* 10:207.
60. Eagles, C. F., and P. F. Wareing. 1963. Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens. Nature* 199:874.
61. Eagles, C. F., and P. F. Wareing. 1964. The role of growth substances in the regulation of bud dormancy. *Physiol. Plant.* 17:697.
62. Evans, L. T. 1966. Abscisin II. Inhibitory effect on flower induction in a long-day plant. *Science* 146:107.
63. Evans, M. L., and P. M. Ray. 1969. Timing of the auxin response in coleoptiles and its implications regarding auxin action. *J. Gen. Physiol.* 53:1.
64. Fan, D. F., and G. A. Maclachlan. 1967. Massive synthesis of ribonucleic acid and cellulose in the pea epicotyl in response to indoleacetic acid, with and without concurrent cell division. *Plant Physiol.* 42:1114.
65. Fitting, H. 1909. Die Beeinflussing der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. *Z. Botan.* 1:1.
66. French, R. C., and H. Beevers. 1953. Respiratory and growth responses induced by growth regulators and allied compounds. *Am. J. Botan.* 40:660.
67. Fruton, J. S., and S. Simmonds. 1959. *General biochemistry.* New York: John Wiley & Sons.
68. Galston, A. W. 1949. Indoleacetic-nicotinic acid interactions in the etiolated pea plant. *Plant Physiol.* 24:557.

69. Galston, A. W., and R. S. Baker. 1949. Studies on the physiology of light action. II. The photodynamic action of riboflavin. *Am. J. Botan.* 36:773.
70. Galston, A. W., and J. Davies. 1970. *Control mechanisms in plant development.* Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
71. Gawadi, A. G., and G. S. Avery. 1950. Leaf abscission and the so-called abscission layer. *Am. J. Botan.* 37:172.
72. Gillespie, B., and W. R. Briggs. 1961. Mediation of geotropic response by lateral transport of auxin. *Plant Physiol.* 36:364.
73. Gillespie, B., and K. V. Thimann. 1963. Transport and distribution of auxin during tropistic response. I. The lateral migration of auxin in geotropism. *Plant Physiol.* 38:214.
74. Goldsmith, M. H. 1966. Movement of indoleacetic acid in coleoptiles of *Avena sativa* L. II. Suspension of polarity by total inhibition of the basipetal transport. *Plant Physiol.* 41:15.
75. Goldsmith, M. H. M. 1967. Movement of pulses of labeled auxin in corn coleoptiles. *Plant Physiol.* 42:258.
76. Goldsmith, M. H. M., and M. B. Wilkins. 1964. Movement of auxin in coleoptiles of *Zea mays* L. during geotropic stimulation. *Plant Physiol.* 39:151.
77. Gordon, S. A. 1961. The biogenesis of auxin. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 14:620. Berlin: Springer.
78. Gordon, S. A., and M. Eib. 1956. Auxin transport in the phototropic response. *Plant Physiol. suppl.* 31:14.
79. Gordon, S. A., and M. Eib. 1964. Hormonal relations in the phototropic response. II. The translocation of C^{14}-indoleacetic acid in irradiated coleoptiles of *Avena*. *Argonne Natl. Lab. Report* 6971:176.
80. Gordon, S. A., and F. S. Nieva. 1949. The biosynthesis of auxin in the vegetative pineapple. I and II. *Arch. Biochem. Biophys.* 20:356.
81. Gorter, C. J. 1961. *Morphogenetic effects of synthetic auxins.* In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 14:807. Berlin: Springer.
82. Gregory, F. C. 1928. Studies in the energy relation of plants. II. The effect of temperature on increase in area of leaf surface and in dry weight of *Cucumis sativus*. *Ann. Botan.* 42:469.
83. Gregory, F. G., and C. R. Hancock. 1955. The rate of transport of natural auxin in woody shoots. *Ann. Botan.* N.S. *19:451.*
84. Gregory, F. G., and J. A. Veale. 1957. A re-assessment of the problem of apical dominance. *Symp. Soc. Exptl. Biol.* 11:1.
85. Gustafson, F. G. 1936. Inducement of fruit development by growth-promoting chemicals. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 22:628.
86. Gustafson, F. G. 1939. The cause of natural parthenocarpy. *Am. J. Botan.* 26:135.
87. Gustafson, F. G. 1941. Extraction of growth hormones from plants. *Am. J. Botan.* 28:947.
88. Gustafson, F. G. 1954. Synthesis of B vitamins by excised parts of white lupine seedlings grown in sterile culture. *Arch. Biochem.* 52:190.
89. Haberlandt, G. 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. S. B. preuss. *Akad. Wiss.* 318.
90. Hackett, D. P. 1952. The osmotic change during auxin-induced water uptake by potato tissue. *Plant Physiol.* 27:279.
91. Harrison, A. 1965. Auxanometer experiments on extension growth of *Avena* coleoptiles in different CO_2 concentrations. *Physiol. Plant.* 18:321.

92. Hinton, J. J. C., F. G. Peers, and B. Shaw. 1953. The B-vitamins in wheat: the unique aleurone layer. *Nature* 172:993.
93. Hoffman-Ostenhof, O. 1955. Ein- und zweikerniges Chinone. In K. Paech and M. V. Tracey, eds., *Modern methods of plant analysis* 3:359
94. Hurt, W. W., B. T. Scheer, and H. S. Deuel. 1949. The synthesis of niacin from tryptophan in rat liver slices. *Arch. Biochem.* 21:87.
95. Ingersoll, R. B., and O. E. Smith. 1970. Movement of (RS)-abscisic acid in the cotton explant. *Plant Physiol.* 45:476.
96. Iversen, T., and P. Larsen. 1973. Movement of amyloplasts in the statocytes of geotropically stimulated roots. The pre-inversion effect. *Physiol. Plant.* 28:172.
97. Jackson, W. T. 1960. Effect of indoleacetic acid on rate of elongation of root hairs on *Agrostis alba* L. *Physiol. Plant.* 13:36.
98. Jacobs, W. P. 1961. The polar movement of auxin in the shoots of higher plants: its occurrence and physiological significance. In *Plant growth regulation*. Intern. Conf. Plant Growth Reg. 4th. Ames, Iowa: Iowa State University Press.
99. Jacobsen, J. V. 1973. Interactions between gibberellic acid, ethylene, and abscisic acid in control of amylase synthesis in barley aleurone layers. *Plant Physiol.* 51:198.
100. Key, J. L., and J. C. Shannon. 1964. Enhancement by auxin of ribonucleic acid synthesis in excised soybean hypocotyl tissue. *Plant Physiol.* 39:360.
101. Kögl, F., H. Erxleben, and A. Haagen-Smit. 1934. Über die Isolirung der Auxine "a" und "b" aus pflanzlichen Materialen. IX Mitteilung. *Z. Physiol. Chem.* 225:215.
102. Kögl, F., and A. Haagen-Smit. 1931. Über die Chemic des Wuchsstoffs. *Proc. Kon. Akad. Wetensch* (Amsterdam) 34:1411.
103. Kögl, F., A. Haagen-Smit, and H. Erxleben. 1934. Über ein neues Auxin (Heteroauxin) aus Harn. XI Mitteilung. *Z. Physiol. Chem.* 228:90.
104. Laibach, F. 1933. Wuchsstoffversuche mit levenden Orchideen pollinien. *Ber. dtsch. botan. Ges.* 51:336.
105. Langston, R., and A. C. Leopold. 1954. Effect of photoinduction upon some B-vitamins in barley. *Physiol. Plant.* 7:397.
106. Lantican, B. P., and R. M. Muir. 1967. Isolation and properties of the enzyme system forming indoleacetic acid. *Plant Physiol.* 42:1158.
107. Larsen, P. 1961. The physical phase of gravitational stimulation. In *Recent advances in botany*. Toronto: Univ. of Toronto Press.
108. Larsen, P. 1965. Geotropic responses in roots as influenced by their orientation before and after stimulation. *Physiol. Plant.* 18:747.
109. LaRue, C. D. 1936. The effect of auxin on the abscission of petioles. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 22:254.
110. Leopold, A. C., F. S. Guernsey, and R. Langston. 1953. Pantothenic acid and acetic acid utilization in tomato fruit-set. *Plant Physiol.* 28:748.
111. Lieberman, M., and A. T. Kunishi. 1971. Abscisic acid and ethylene production. *Plant Physiol.* 47:S-22.
112. Little, C. H. A., and M. H. M. Goldsmith. 1967. Effect of inversion on growth and movement of indole-3-acetic acid in coleoptiles. *Plant Physiol.* 42:1239.
113. Loo, S. 1945. Cultivation of excised stem tips of asparagus *in vitro*. *Am. J. Botan.* 32:13.
114. Luckwill, L. C. 1956. Two methods for the bioassay of auxins in the presence of growth inhibitors. *J. Hort. Sci.* 31:89.

115. Lund, E. J. 1947. *Bioelectric fields and growth.* Austin: University of Texas Press.
116. Lund, H. A. 1956. Growth hormones in the styles and ovaries of tobacco responsible for fruit development. *Am. J. Botan.* 43:562.
117. Massart, J. 1902. Sur la pollination sans fécondation. *Bull. Jard. Botan. Brux.* 1:89.
118. Masuda, Y., E. Tanimoto, and S. Wada. 1967. Auxin-stimulated RNA synthesis in oat coleoptile cells. *Physiol.* 20:713.
119. Morre, T. C., and C. A. Shaner. 1967. Biosynthesis of indoleacetic acid from tryptophan-C^{14} in cell-free extracts of pea shoot tips. *Plant Physiol.* 42:1787.
120. Muir, R. M. 1942. Growth hormones as related to the setting and development of fruit in *Nicotiana tabacum. Am. J. Botan.* 29:716.
121. Muir, R. M. 1947. The relationship of growth hormones and fruit development. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 33:303.
122. Naqvi, S. M. 1967. Auxin transport in *Zea mays* coleoptiles. II. Influence of light on the transport of indoleacetic acid-C^{14}. *Plant Physiol.* 42:138.
123. Naqvi, S. M., R. R. Dedolph, and S. A. Gordon. 1965. Auxin transport and geoelectric potential in corn coleoptile sections. *Plant Physiol.* 40:966.
124. Niedergang-Kamien, E., and A. C. Leopold. 1957. Inhibitors of polar auxin transport. *Physiol. Plant.* 10:29.
125. Nooden, L. 1968. Studies on the role of RNA synthesis in auxin induction of cell enlargement. *Plant Physiol.* 43:140.
126. Northern, H. T. 1942. Relation of dissociation of cellular protein by auxin to growth. *Botan. Gaz.* 103:668.
127. Ohkuma, K., F. T. Addicott, O. E. Smith, and W. E. Thiessen. 1965. The structure of abscisin II. *Tetrahedron Letters* 29:2529.
128. Ordin, L., T. H. Applewhite, and J. Bonner. 1956. Auxin-induced water uptake by *Avena* coleoptile sections. *Plant Physiol.* 31:44.
129. Paal, A. 1919. Über phototropische Reizleitung. *Jahrb. Wiss. Botan.* 58:406.
130. Peters, R. A., and J. A. O'Brien. 1955. Thiamine and its derivatives. In K. Paech and M. V. Tracey, eds., *Modern methods of plant analysis.* 4:345.
131. Phelps, R. H., and L. Sequeira. 1967. Synthesis of indoleactic acid via tryptamine by a cell-free system from tobacco terminal buds. *Plant Physiol.* 42:1161.
132. Phillips, I. D. J. 1971. *Introduction to the biochemistry and physiology of plant growth hormones.* New York: McGraw-Hill.
133. Pilet, P. E. 1965. Action of gibberellic acid on auxin transport. *Nature* 208:1344.
134. Pilet, P. E. 1965. Polar transport of radioactivity from C^{14}-labelled-β-indolylacetic acid in stems of *Lens culinaris. Physiol. Plant.* 18:687.
135. Rajagopal, R. 1967. Metabolism of indole-3-acetaldehyde. I. Distribution of indoleacetic acid and tryptophol forming activities in plants. *Physiol. Plant.* 20:982.
136. Rehm, M. M., and M. G. Cline. 1973. Rapid growth inhibition of *Avena* coleoptile segments by abscisic acid. *Plant Physiol.* 51:93.
137. Reinert, J. 1952. Über die Bedeutung von Carotin und Riboflavin für die Lichtreizaufrahme kei Pflanzen. *Naturwiss.* 39:47.
138. Reinert, J. 1953. Über die Wirkung von Riboflavin und Carotin bein Phototropismus von Avena-Koleoptilen und bei anderen pflanzlichen Lichtreizreaktionen. *Z. Botan.* 41:103.
139. Reisner, H. J. 1958. Untersuchungen über den Phototropism der Hafer-Koleoptile. *Z. Botan.* 46:474.

140. Reynolds, T., and P. A. Thompson. 1973. Effects of kinetin, gibberellins, and (±) abscisic acid on the germination of lettuce (*Lactuca sativa*). *Physiol. Plant.* 28:516.
141. deRopp, R. S. 1950. *Am. J. Botan.* 37:358.
142. Rosetter, F. N., and W. P. Jacobs. 1953. Studies on abscission. The stimulating role of nearby leaves. *Am. J. Botan.* 40:276.
143. Sacher, J. A. 1967. Senescence: action of auxin and kinetin in control of RNA and protein synthesis in subcellular fractions of bean endocarp. *Plant Physiol.* 42:1334.
144. Sacher, J. A. 1967. Control of synthesis of RNA and protein in subcellular fractions of *Rhoeo discolor* leaf sections by auxin and kinetin during senescence. *Exp. Geront.* 2:261.
145. Sankhla, N., and D. Sankhla. 1968. Reversal of (±)-abscisin II induced inhibition of lettuce seed germination and seedling growth by kinetin. *Physiol. Plant.* 21:190.
146. Schrank, A. R. 1951. Electrical polarity and auxins. In F. Skoog, ed., *Plant growth substances*. Madison: University of Wisconsin Press.
147. Scott, F. M., M. R. Schroeder, and F. M. Turrell. 1948. Development of abscission in the leaf of Valencia orange. *Botan. Gaz.* 109:381.
148. Shantz, E. M. 1966. Chemistry of naturally-occurring growth-regulating substances. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17:409.
149. Shen-Miller, J., and S. A. Gordon. 1966. Hormonal relations in the phototropic response. IV. Light-induced changes of endogenous auxins in the coleoptile. *Plant Physiol.* 41:831.
150. Sherwin, J. E. 1970. A tryptophan decarboxylase from cucumber seedlings. *Plant and Cell Physiol.* 11:865.
151. Shimoda, C., Y. Masuda, and N. Yanagishima. 1967. Nucleic acid metabolism involved in auxin-induced elongation of yeast cells. *Physiol. Plant.* 20:299.
152. Shoji, K., F. .T Addicott, and W. A. Swets. 1951. Auxin in relation to leaf blade abscission. *Plant Physiol.* 26:189.
153. Skoog, F. 1944. Growth and formation in tobacco tissue cultures. *Am. J. Botan.* 31:19.
154. Skoog, F. 1954. Substances involved in normal growth and differentiation of plants. *Brookhaven Symp. Biol.* 6(BNL258): 1–21.
155. Skoog, F., and K. V. Thimann. 1934. Further experiments on the inhibition of the development of lateral buds by growth hormone. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 20:480.
156. Skoog, F., and K. V. Thimann. 1940. Enzymatic liberation of auxin from plant tissues. *Science* 92:64.
157. Sondheimer, E., and E. C. Galson. 1966. Effects of abscisin II on germination of seeds with stratification requirements. *Plant Physiol.* 41:1397.
158. Sonneborn, T. M. 1964. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 51:915.
159. Strong, F. M. 1955. Riboflavin, folic acid and biotin. In K. Paech and M. V. Tracey, eds., *Modern methods of plant analysis* 4:643.
160. Tagawa, T., and J. Bonner. 1957. Mechanical properties of the *Avena* coleoptile as related to auxin and to ionic interactions. *Plant Physiol.* 32:207.
161. Thimann, K. V. 1934. Studies on the growth hormone of plants. VI. The distribution of the growth substance in plant tissues. *J. Gen. Physiol.* 18:23.
162. Thimann, K. V. 1935. In the plant growth hormone produced by *Rhizopus suinus*. *J. Biol. Chem.* 109:279.

163. Thimann, K. V. 1937. On the nature of inhibitions caused by auxin. *Am. J. Botan.* 24:407.
164. Thimann, K. V., and G. M. Curry. 1960. Phototropism and photoaxis. In *Comparative Biochemistry.* I. New York: Academic Press.
165. Thimann, K. V., and J. B. Koepfli. 1935. Identity of the growth-promoting and root-forming substances of plants. *Nature* 135:101.
166. Thimann, K. V., and C. L. Schneider. 1938. The role of salts, hydrogen ion concentration and agar in the response of the *Avena* coleoptile to auxin. *Am. J. Botan.* 25:270.
167. Thimann, K. V., and F. Skoog. 1934. Inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia Faba. Proc. Roy. Soc.* (London) B, 114:317.
168. Thornton, R. M., and K. V. Thimann. 1967. Transient effects of light on auxin transport in the avena coleoptile. *Plant Physiol.* 42:247.
169. Truelsen, T. A. 1973. Indole-3-pyruvic acid as an intermediate in the conversion of tryptophan to indole-3-acetic acid. II. Distribution of tryptophan transaminase activity in plants. *Physiol. Plant.* 28:67.
170. Tukey, H. B., F. W. Went, R. M. Muir, and J. van Overbeek. 1954. Nomenclature of chemical plant regulators. *Plant Physiol.* 29:307.
171. van Overbeek, J., E. S. deVásquez, and S. A. Gordon. 1947. Free and bound auxin in the vegetative pineapple plant. *Am. J. Botan.* 34:266.
172. van Overbeek, J., S. A. Gordon, and L. E. Gregory. 1946. An analysis of the function of the leaf in the process of root formation in cuttings. *Am. J. Botan.* 33:100.
173. Wallace, R. H., and A. E. Schwarting. 1954. A study of chlorophyll in a white mutant strain of *Helianthus annuus. Plant Physiol.* 29:431.
174. Wareing, P. F., and I. D. J. Phillips. 1970. *The control of growth and differentiation in plants.* New York: Pergamon Press.
175. Wehnelt, B. 1927. Untersuchungen über das Wundhormon der Pflanzen. *Jb. wiss. Botan.* 66:773.
176. Went, F. W. 1926. On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam.* 35:723.
177. Went, F. W. 1928. Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. Trav. Botan. Neerl.* 25:1.
178. Went, F. W. 1934. On the pea test method for auxin, the plant growth hormone. *K. Akad. Wetenschap. Amsterdam Proc. Sect. Sci.* 37:547.
179. Went, F. W. 1938. Specific factors other than auxin affecting growth and root formation. *Plant Physiol.* 13:55.
180. Went, F. W. 1951. The development of stems and leaves. In F. Skoog, ed., *Plant growth substances.* Madison, Wisc.: University of Wisconsin Press.
181. Went, F. W., and K. V. Thimann. 1937. *Phytohormones.* New York: The Macmillan Co.
182. Wildman, S. G., and J. Bonner. 1948. Observations on the chemical nature and formation of auxin in the *Avena* coleoptile. *Am. J. Botan.* 35:740.
183. Wildman, S. G., M. G. Ferri, and J. Bonner. 1947. The enzymatic conversion of tryptophan to auxin by spinach leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 13:131.
184. Wildman, S. G., and R. M. Muir. 1949. Observation on the mechanism of of auxin formation in plant tissues. *Plant Physiol.* 24:84.
185. Wilkins, M. B., and T. K. Scott. 1968. Auxin transport in roots. *Nature* 219:1388.

186. Wilkins, M. B., and S. Shaw. 1967. Geotropic response of coleoptiles under anaerobic conditions. *Plant Physiol.* 42:1111.
187. Yasuda, S. 1934. The second report on the behaviour of the pollen tubes in the production of seedless fruits caused by interspecific pollination. *Jap. J. Genet.* 9:118.
188. Zimmerman, B. K., and W. R. Briggs. 1963. Phototropic dosage-response curves for oat coleoptiles. *Plant Physiol.* 38:248.

الفصل الثامن عشر

هرمونات النمو الصناعية The synthetic growth hormones

مـقـدمـة Introduction

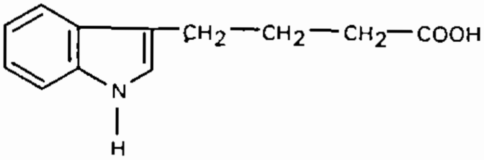
طبيعيا بعد التعرف على النشاط الأكسيني تم فصل وتحديد التركيب الجزيئى للأكسين. بعد هذا، بحوث واسعة للتعرف على مركبات تشبه كيماويا الاندول حامض الخليك IAA ولها نفس المفعول. لم يمر وقت طويل حتى أنتجت هذه البحوث مشتقات الاندول الاخرى مثل الاندول 3 حامض البريبونيك indole-3-propionic acid والأندول 3 حامض البيوتريك indole-3-butyric acid (40) والاندول حامض البيروفيك indole pyruvic(11). كل هذه المركبات وجدت أن لها نشاط فسيولوجى مثل IAA. وأكتشفت مركبات أخرى لها نشاط مثيل IAA ولكنها تختلف كيماويا. من أهم هذه المركبات ألفا وبيتا من أحماض النفتيل خليك α and β naphthylacetic acid وحامض الفنيل خليك phenyl acetic acid(40) وحامض نافتوكس خليك naphthoxyacetic acid(12) وحامض فينوكس خليك phenoxyacetic acid(39). التركيب الكيماوى لهذه المركبات موضح فى الصفحة المقابلة.

التركيب الجزيئى والنشاط الأكسينى
Molecular structure and auxin activity

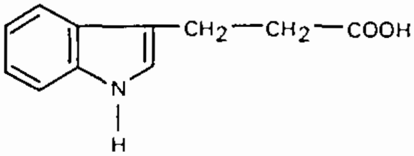
الخواص الكيميائية للمركبات النشطة فسيولوجيا اثبتت أن هناك علاقة بين التركيب الكيميائى والنشاط الفسيولوجى للمركبات. من أهمية هذه الدراسة أنها وضعت شروط للمركبات حتى يكون لها نشاط أكسينى (15) هذه الشروط:

1— نظام تركيب دائرى غير مشبع.

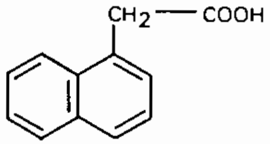
2— سلسلة حامضية جانبية.



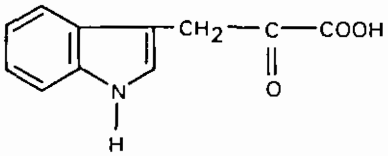
حامض إندول - 3 - بيوتريك



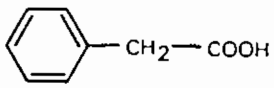
حامض إندول - 3 - بروبيونيك



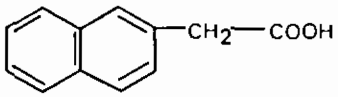
حامض الفا نفتالين الخليك



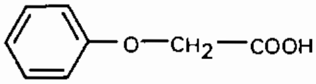
حامض اندول بيروفيك



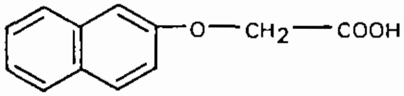
حامض فينيل الليمونيك



حامض بيتا نفتالين الخليك



حامض فينوكس الخليك



حامض نفتوكس الخليك

3– فصل الكربوكسيل (CooH) من التركيب الدائرى (هناك استثناءات عديدة).

4– ترتيب وضعى خاص ما بين التركيب الدائرى والسلسلة الحامضية الجانبية.

الشروط المذكورة اساسية للنشاط الأكسينى، مهمى كانت درجة البديل على التركيب الدائرى والسلسلة الجانبية وطبيعة الدائرة (إندول أو فينيل أو انترسين الخ) وطول السلسة الجانبية. هذه العوامل كلها تؤثر فى النشاط الأكسينى (38).

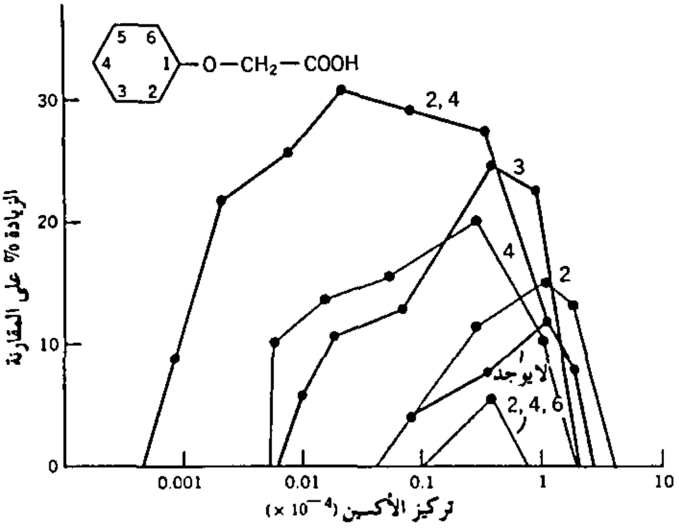
طبيعة التركيب الدائرى Nature of the ring system

بعد استخلاص الأكسين IAA والتعرف على خواصه، وجد أن النيتروجين

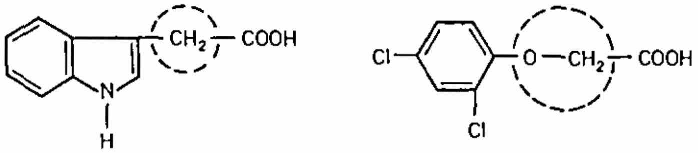
فى دائرة الاندول غير ضرورية للنشاط الأكسيني. عندما تعوض ذرة النيتروجين بذرة كربون أو أكسجين فان النشاط الأكسيني ينقص كثيراً ولكنه يبقى (34). هذا يمكن توقعه بالنظر إلى الحقيقة أن حجم الدائرة يتراوح بين الصغير كما فى الفينيل إلى الكبير نسبيا كما فى إنترسين وجدت فى مركبات لها نشاط أكسيني. النيتروجين لا يوجد فى دوائر الفينيل أو الانترسين.

هناك براهين تدل على أن عدم تشبيع الدائرة ضروريا للنشاط الأكسيني. النشاط يتناقص لزيادة تشبع الدائرة بالايدروجين وينتهى النشاط نهائيا بتشبيع الدائرة (1).

إلى حين اكتشاف النشاط الأكسيني لمجموعة احماض الفينوكس خليك من قبل زمرمان وهتشكوك Zimmerman and Hitchcock (39) لم يوضحا التأثير الكبير للاستبدالات على الدائرة أو السلسلة الجانبية. نوع ومكان الاستبدال له تأثير كبير على نشاط المركبات. مثل واضح هو استبدال ذرة الكلور فى أمكنة مختلفة على دائرة حامض الفينوكس خليك.



شكل 1-18 : تأثير تركيزات مختلفة من حامض الفينوكس خليك المحتوى على الكلور فى كشف بادرات الشوفان الطولى، الرقم أو الأرقام على المنحنيات تمثل مكان إحلال الكلور على دائرة الفنيل.
(After R. M. Muir et al. 1949. Plant Physiol. 24:359).



شكل B18　　1AA　　2, 4-D

موير ومن معه Muir et-al (29) أوضحوا هذا جليا بتجاربهم على إحلال الهالوجينات ومجموعة الميثيل فى الاوضاع 2،4،6 من دائرة الفينيل. لقد وجدوا أن إحلال وضع 2،6 بذرة الكلور ينتج عنها فقدان النشاط. مع ذلك إحلال الاوضاع 3،4 فقط يزيد من النشاط. إحلال الاوضاع 2'4 على دائرة الفينيل بذرة كلور فى جزيء حامض الفينوكس خليك أعطى أكبر نشاط أكسيني. فى الحقيقة أن 2،4 ثنائى الكلور حامض الفينوكس خليك (2،4 D) واحد من أكثر الاكسينات الصناعية استعمال فى هذا الوقت. تأثيرات حامض الفينوكس خليك الذى يحتوى ذرة كلور فى أوضاع مختلفة على دائرة الفينيل موضحة فى شكل 18-1. فى الحقيقة هناك فقدان كامل للنشاط عندما يتم إحلال الوضع 2،6 بالكلور، هذا قاد العلماء إلى إقتراح أن الوضع على دائرة الفينيل الملاصق لنقطة الالتحام، ما بين الدائرة والسلسلة الجانبية لها علاقة فى عملية النمو.

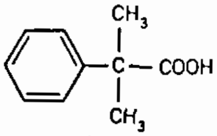
طبيعة السلسلة الجانبية الحامضية Nature of acid side chain

بالرجوع إلى بحوث كوبفلى ومن معه Koepfli et-al (15) وغيرهم، وضع وطول السلسلة الجانبية لهما تأثيراً كبيراً على نشاط الأكسين. السلسلة الجانبية التي بها مجموعة الكربوكسيل منفصل على الدائرة بذرة كربون واحدة أو بذرة كربون وذرة أكسجين تعطى أكبر نشاط أكسين، مثلاً السلسلة الجانبية الحامضية لـ IAA و 2,4D وهما من الأكسينات النشطة تنطبق عليهما هذه الشروط.

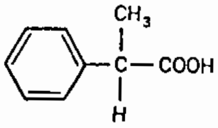
كلما زادت السلسلة الجانبية فى الطول فى حامض الفينوكس خليك phenoxyacetic acid يتناقص نشاط الأكسيني. هذا التناقص غير منتظم، يتناقص النشاط أكثر كلما احتوت السلسلة الجانبية على عدد أحادى من ذرات

الكربون. مثلا 2،4 حامض فينوكس بيوتريك ثنائى الكلور 2،4 dichlorophenoxy butyric acid (4 كربون) اكثر نشاطا من 2،4 حامض فينوكس بروبيونيك 2،4 dichlorophenoxy propionic (3 كربون). من الممكن إيجاد تفسير لهذه الظاهرة من بحوث سينرهولم وزمرمان Synerholm and Zimmerman (32) وفاوست ومن معه Fawcett et-al (5). من الواضح أن السلسلة الجانبية التى تحتوى على رقم احادى من ذرات الكربون تهضم فى الانسجة الحية إلى الفينول الغير نشط، بينما السلسلة الجانبية التى تحتوى على رقم زوجى من ذرات الكربون فانها تتكسر إلى حامض الفينوكس خليك النشط (شكل 18-2).

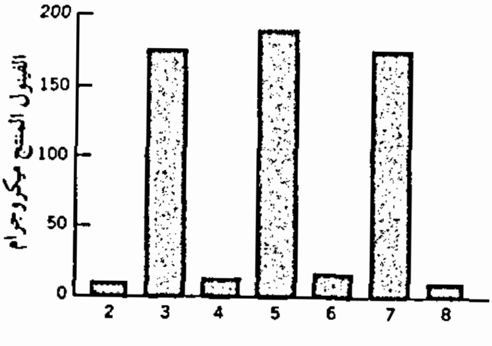
إحلال مجموعات مختلفة على السلسلة الجانبية كذلك تؤثر فى نشاط الأكسين ولهذا إحلال مجموعة الميثيل على الألفا كربون فى السلسلة لحامض الفينيل خليك لا تلغى نشاطه الأكسينى. مع ذلك إحلال إثنين من مجموعة الميثيل على الالفا كربون تنهى نشاطه الاكسينى تماماً (15). عندما نناقش طريقة عمل الأكسين سنرى لماذا احلال مجموعة الميثيل الكبيرة على السلسة الجانبية يثبط النشاط الأكسينى.



حامض الفينيل أيسوبيوتريك



حامض الفينيك أيسو بروبيونيك

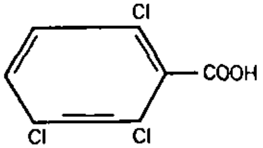


شكل 18-2 : كمية الفينول الناتجة من إنكسار أرقام فردية وأرقام زوجية من السلسلة الجانبية لأحماض الفينوكس عند تعرضها لنبات الكتان.
(After C.H. Fawcett et al. 1952. Nature 170:887. Redrawn from A.C. Leopold. 1955. Auxins and plant growth. Los Angeles: University of California Press).

إحلال مجموعة الهيدروكسيل على السلسلة الجانبية كذلك يمكن أن تلغى النشاط الأكسينى. مثلا إحلال مجموعة الهيدروكسيل أو مجموعة الكحول على الالفا كربون لحامض الفينيل خليك phenyl acitic acid ينتج عنه مشتقين خاملين (35).

حامض ألفا هيدروكس فينيل خليك — حامض ألفا هيدروكس ميثيل فينيل خليك

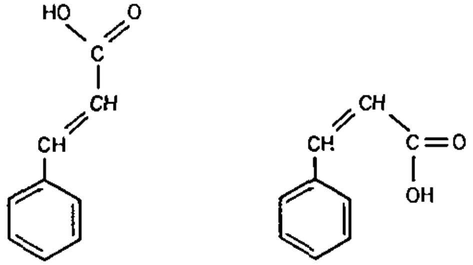
كان الاعتقاد سابقا أن فصل مجموعة الكربوكسيل من السلسلة الجانبية ضروريا للنشاط الأكسينى (15). مع ذلك وجدت إستثناءات كثيرة لهذه القاعدة (2). مثلا 2،3،6 ثلاثى الكلور حامض البنزين له نشاط أكسينى قوى.



2، 3، 6 ثلاثى الكلور حامض البنزين

ترتيب وضعى خاص Spacial arrangement

الترتيب الوضعى الخاص بين الدائرة والسلسلة الجانبية عاملا مهماً لنشاط جزىء الأكسين. مثل سس حامض السنميك cis cinamic acid له نشاط أكسينى مؤثر على الزيادة الطولية فى قطع بادرات الشوفان. والترنس حامض السنميك



ترانس حامض السينميك — سس حامض السينميك

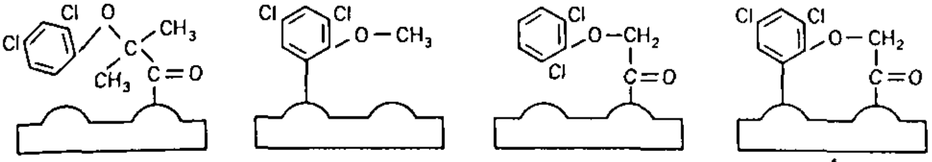
trans cinamic acid ليس له أى نشاط أكسيني. فالدسترا Veldstra (36) بعد دارسة العلاقة مابين التركيب والنشاط الأكسينى اقترح ان حتى يكون الجزىء نشط أكسينيا يجب أن يكون مجموعة الكربوكسيل والدائرة فى مستويات مختلفة. هذه النظرية وجدت دفع من ملاحظة النشاط الأكسينى للسس والترانس حامض الترهيدرونفثيل ايدين خليك tetrahydronaphthylideneacetic acid (35) وكذلك من السس والترانس حامض السنميك cinamic acid.

مضادات الأكسين Antiauxins

لو افترضنا أن التركيب الكيميائى للمركب هو المسئول على تأثيره الفسيولوجى عندها يجب ان نعرف أن من الممكن أن تتداخل بعض المركبات الاخرى التي تشبه هذا المركب فى التركيب الكيماوى وليست مثيله بالضبط فى هذه التأثيرات الفسيولوجية (20) لقد أكتشفت مضادات عديدة للأكسين. بصفة عامة هذه المركبات تشبه الاكسينات فى التركيب الجزيئى ولكنها عندما تخلط بالأكسين تثبط نشاطه.

فى الواقع مضادات الأكسين هى تلك المركبات التى تنافس الأكسين على موقع تفاعله فى الخلايا النامية (1). ما المقصود بموقع التفاعل؟ بسبب علاقة التركيب الجزيئى والتوزيع الكيميائى بدرجة النشاط الفسيولوجى، معظم نظريات النشاط الاكسينى وضعت على موقع إتصال الأكسين على مادة معينة داخل الخلية (مثلا بروتين). هذا التركيب (أكسين مربوط) يستطيع أن يسبب النشاط الاكسينى. المضادات الاكسينية الحقيقة هى مركبات بسبب مشابهتها للأكسين تلتصق بموقع التفاعل وبذلك تجعل الأكسين خاملا ولا يسبب النمو. مع ذلك اذا كان هناك منافسة حقيقية لموقع التفاعل فان زيادة كمية الأكسين ينتج عنها ترجيح كفة الأكسين نحو موقع التفاعل ويتغلب على مضاداته.

هناك انفاق عام على أن حتى يصبح جزىء الاكسين نشط يجب أن يتصل بنقطتين على موقع التفاعل. زيادة على هذا فقد اعتقد أن نقطتى الإتصال هما فى موقع على الدائرة الغير مشبعة ومجموعة الكربوكسيل على السلسلة الجانبية. فى



شكل 3-18 : رسم تخطيطى يوضح نظرية الاتصال بنقطتين كما هى تنطبق على نشاط الاكسينات ومضادات الأكسينات، (أ) نشاط الأكسين، (ب) موقع الأرتو مشغول، (جـ) مجموعة الكربوكسيل ناقصة، (د) مجموعة الميتيل تشغل موقع الأرتو.
(After D.H. McRae and J. Bonner. 1953. Physiol. Plantarum 6:485.)

حامض الفينوكس خليك phenoxyacetic acid موقع الاتصال على الدائرة فى وضع الأرتو.

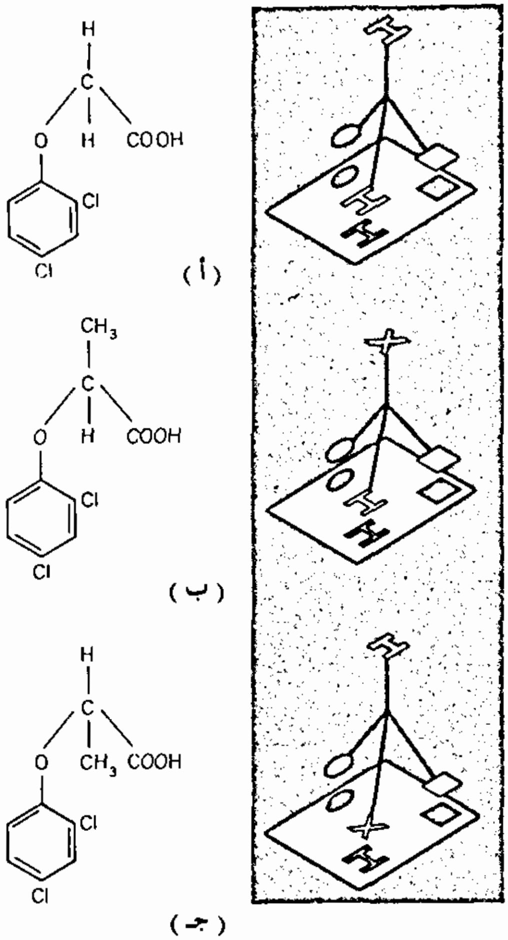
بالاستناد على نظرية الموقعين مكرى وبونر McRae and Bonner (19) وضعا تقسيم دقيق للمضادات الاكسينية الحقيقية. باستعمال الأكسين الصناعى 2,4D كمثل للاكسينات استطاعا أن يوضحا أن مشابهات جزىء 2,4D التى تحوى بعض وليس كل خواصه التركيبية تستطيع أن تنافسه لموقع التفاعل. مضادات الأكسين تعمل إتصال واحد بدل من إتصالين ضروريا لعملية النمو. مكرى وبونر وصفا ثلاثة طرق لتحويل جزىء 2,4D إلى مضاد أكسينى وهى:

1— نزع مجموعة الكربوكسيل الضرورية.

2— نزع موقع الأرتو القابل للتفاعل الضرورية.

3— تغيير الترتيب الوضعى الطبيعى ما بين الدائرة ومجموعة الكربوكسيل، كإدخال مجموعات غير منظمة فى السلسلة الجانبية. هذه العلاقة مؤضحة بالرسم فى شكل 3-18.

مع أن ليس كشعبية الإتصال بموقعين، فقد اقترحت نظرية الإتصال بثلاثة مواقع ضرورية لنشاط الأكسين (31). هذه النظرية تقول أن حتى يصبح الأكسين نشطا يجب أن يحوى الصفاة التالية: دائرة غير مشبعة، ومجموعة الكربوكسيل، وعلى الأقل واحد ألفا هيدروجين. شرط آخر هو أن تكون هذه الثلاثة فى موضع صحيح خاص مع بعضها، فى شكل 4-18 يوضح بالرسم نظرية



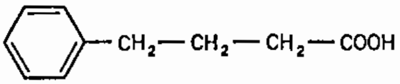
شكل 4-18 : رسم تخطيطي يوضح نظرية الاتصال بثلاثة نقاط (أ) أستيك إتصال بثلاثة نقاط نشط استجابة (ب) بربيونيك (+) أيسومر إتصال بثلاثة نقاط نشطة إستجابة، (جـ) بروبيونيك (−) أيسومر إتصال بنقطتين لاستجابة.

(After M.S. Smith and R.L. Wain. 1952. Proc. Roy. Soc. 139:119. Redrawn from L.J. Audus. 1959. Plant growth substances. New York: Interscience Publishers.)

الالتماس بثلاثة مواقع. فى شكل4-18 يوضح أهمية علاقة الوضع الخاص. من الايسومر لحامض 4،2 ثنائى كلورفينوكس بروبيونيك -α- 2,4 dichlorophenoxy propionic acid الموجب فقط (+) هو النشط (35). السالب ليس فى الوضع الاصلى ولهذا لا تنطبق عليه نظرية الالتماس فى ثلاثة مواقع لنشاط الأكسين.

إتصال الأكسين بموقع التفاعل يحدث فى وقت واحد فى ثلاثة مراكز على جزيء الأكسين. اذا حدث الإتصال فى موقع واحد أو حتى إثنين فانه لا يحدث أى نشاط أكسيني. فى الحقيقة الجزيء الذى يلامس موقع واحد أو إثنين فقط على موقع التفاعل يمكن اعتباره مضاد للأكسين.

نوع من مضادات الاكسين والتى لم يعترف بها إلى الآن هى المركبات التى لها نشاط أكسينى ضعيف. الاكسين الضعيف يستطيع أن يعمل التلامس بنقطتين الضرورى (أو ثلاثة نقاط) ويسبب زيادة النمو. مع ذلك هذه الزيادة قليلة وفى نفس الوقت تكون المواقع النشطة مشغولة باكسين ضعيف ولا يستطيع الاكسين القوى أن يؤدى عمله. مثال للاكسين الضعيف والتى له عمل كمضاد للاكسين هو حامض الفينيل بيوتريك phenylbuteric acid .



حامض الفينيل بيوتريك

نشاط الاكسين الحركية Kinetics of auxin activity

مساهمة قيمة لدراسة كيفية عمل الأكسين فى تسبب النمو باستعمال التحليل الحركى اللينويفر وبرك lineweaver - burk kinetic analysis للتثبيط المنافس. اوضحا مكرى وبونر McRae and Bonner (19) أن تفاعل النمو الذى يسببه الأكسين يمكن معاملته بالطرق المعتادة لحركة الأنزيم.

من المعروف فى تفاعلات الانزيمات يتكون مركب وسطى من المادة والانزيم. هذا المركب يتكون على الجهة النشطة من الانزيم. هذا المركب يتحول إلى الانزيم والناتج من التفاعل.

$$E + S \rightleftharpoons ES \longrightarrow E + P$$

باستعمال التخطيط السابق، اوضحا مكرى وبونر بأن من الممكن تحليل زيادة الأكسين لنمو قطع بادرات الشوفان رياضيا. فى مخططيهما الانزيم (E) هو مستقبل الأكسين، والمادة (S) هى الأكسين المعطى، والمركب (ES) هو الاكسين الملتصق بالمستقبل، والناتج فى هذه الحالة هو النمو. دعنا نكتب المعادلة السابقة باستعمال A للأكسين و R للمستقبل و RA للمركب الوسطى و G للنمو.

$$R + A \leftrightarrows RA \rightarrow R + G$$

فى دراسة الانزيمات، المثبط المنافس هو مركب ينافس المادة على الجهة النشطة للانزيم. تكوين مركب من المثبط والانزيم يمكن توضيحه كالآتي.

$$E + I \rightleftharpoons EI$$

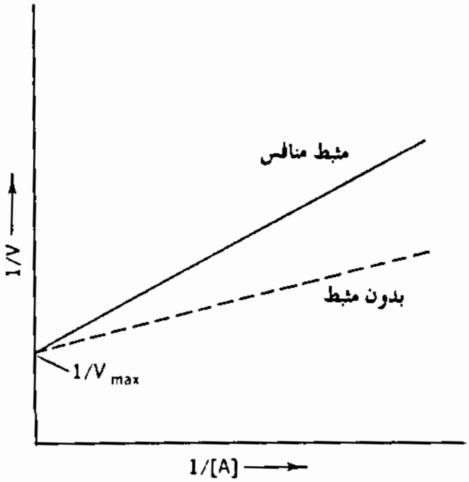
حقيقة تكوين EI يمكن ترجيعه وهذا مهم لانه يسمح للمثبط منافسة المادة على الجهة النشطة. وبهذا بزيادة تركيز المادة يمكن التغلب على تأثير المثبط.

تأثير المثبطات المنافسة يمكن ملاحظتها فى نقص سرعة تفاعلات الانزيم. مع هذا لو زيدت تركيزات المادة إلى أن تغرق كل الجهات النشطة للإنزيم بالمادة عندها سأتصل إلى السرعة القصوى (V max). هذه السرعة القصوى تكون مساوية لنفس التفاعل بدون مثبطات منافسة. وهنا يمكن القول بأن زيادة تركيزات المادة يحد من كمية التثبيط وبالعكس انقاص تركيزات المادة تزيد من كمية التثبيط.

لقد ذكرنا أن مضادات الأكسين تنافس الأكسين على الجهة النشطة من مستقبل الأكسين أو مركز النمو. فى هذه الحالة بالطبع وضع مشابه لدراسة نظرية المثبطات المنافسة للانزيمات.

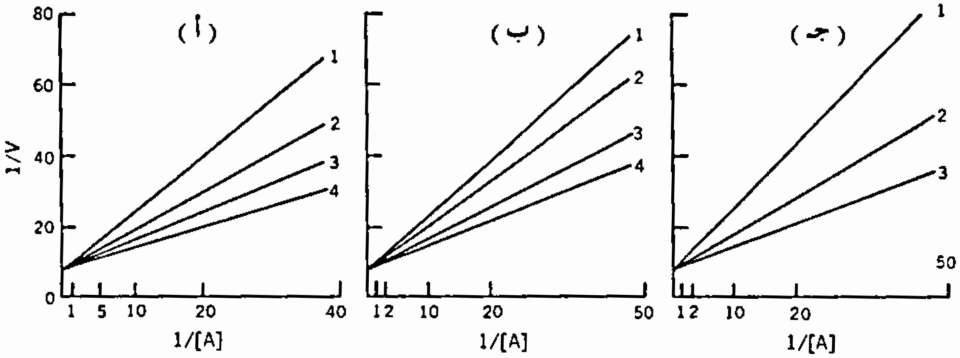
والآن باستعمال طريقة رسم لينويفر وبرك، نستطيع ان نقيس سرعة الأكسين (فى هذه الحالة سرعة النمو) وفى نفس الوقت نستطيع ان نحسب تأثير مضادات الأكسين على هذه السرعة. برسم عكس السرعة ($\frac{1}{V}$) لتفاعل الأكسين ضد عكس تركيز الأكسين ($\frac{1}{[A]}$) نستطيع أن نحصل على خط مستقيم. يمكن الحصول على سرعة قصوى (V max) بزيادة الخط إلى الاحداثى الرأسي. نقطة الإتصال هى $\frac{1}{V}$ max (شكل 18-5).

كذلك شكل 18-5 يوضح تأثير المثبطات المنافسة. الجدير بالملاحظة هو زيادة تركيز المثبط تزيد من إنحناء الخط ولكنها لا تؤثر فى نقطة الالتقاء.



شكل 5-18 : رسم عكس لتفاعل الأنزيم بدون مثبط ووجود مثبط منافس. لاحظ نقطة الاتصال واحدة للحالتين ولكن الانحدار يزيد بوجود المثبط المنافس.

عملت تحليلات رياضية لتفاعل 2,4D ومضادات الاكسين حامض 4 كلورفينوكس أيسو بيوتريك 4 chlorophenoxyisobutyric acid وحامض 4،2 ثنائي الكلور فينوكس خليك 2,4 dichlorophenoxyacetic وحامض 4،2 ثنائي الكلور إينسول 2،4 dichloroanisole (شكل 6-18). المركب حامض 4 كلور فينوكس أيسوبيوتريك مضاد أكسيني بسبب مجموعات الميثيل الغير منتظمة



شكل 6-18 : معاكسة تحفيز 2,4D لنمو القطع بمضادات الأكسين، (أ) 2,4 ديكلور فينوكس حامض الأيسوبيوتريك، (ب) 2.6 ديكلور فينوكس حامض الخليك و(جـ) 2,4 ديكلور إينسول فى منحنيات 1،2،3،4 يشير إلى 2,4 ديكلور فينوكس حامض الأيسوبيوتريك تركيزات 1.0، 0.5، 0.1، 0.0 ملجرام/لتر بالترتيب. فى (ب) منحنيات 1، 2، 3، 4 تشير ديكلور فينوكس حامض الخليك تركيزات 1.0، 0.5، 0.1، 0.0 ملجرام/لتر بالترتيب. فى منحنيات (جـ) 1، 2، 3 تشير إلى 2.4 ديكلور أينسول تركيزات 5.0، 1.0، 0.0 ملجرام/لتر بالترتيب.

(After D.H. McRae and J. Bonner. 1952. Plant Physiol. 27:834; and 1953. Physiol. Plantarum 6:485.)

على السلسلة الجانبية تتداخل مع ملاصقة مجموعة الكربوكسيل لمستقبل الأكسين. حامض 6،2 ثنائى الكلور فينوكس خليك سبب مضادته للأكسين إلى اغلاق وضع الارتو القابلة للتفاعل بذرة كلور. و 4،2 ثنائى الكلور إينسول لا يحتوى على مجموعة كربوكسيل ولهذا لا يستطيع ان يعمل نقطتى التلامس الضرورية.

تخميل الاكسين Inactivation of auxin

كما لإنتاج والتأثيرات الفسيولوجية للأكسين أهمية كبيرة فى نمو وتطور النبات فان تخميل الأكسين له أهمية كبيرة فى هذا الشأن كذلك. مثلا تخميل الأكسين مهماً فى التنحية الضوئية والتحكم فى إطالة الخلايا وفى شيخوخة أنسجة النبات. سنناقش هنا طريقة تخميل الأكسين وتأثير تخميله على إطالة الخلايا والشيخوخة.

مكانيكية تخميل الأكسين Mechanisms of auxin inactivation

تطورت وتعددت البحوث المنشورة على طريقة تخميل الأكسين منذ سنة 1947 حين فصلا تانج وبونر Tang and Bonner (33) انزيماً يستطيع أكسدة IAA، هذا الانزيم يعرف الآن بمؤكسد IAA oxidase IAA. حديثا فصل مؤكسد IAA من جذور نبات التبغ ونقى جزئيا (27). مع أن مؤكسد IAA يمثل طريقة واحدة لقدرة النبات على هدم الأكسين. لقد أكتشفت طرق طبيعية أخرى لهدم الأكسين. هناك طريقتين رئيسيتين لهدم الأكسين فى النبات وهما آ- أكسدة بالانزيمات ب- أكسدة بالضوء.

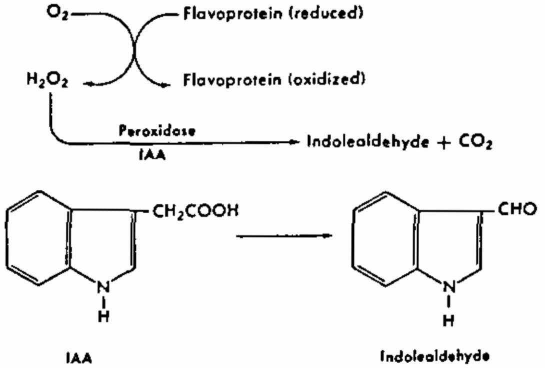
أكسدة بالانزيمات Enzymatic oxidation

وجدت الانزيمات التى تؤكسد IAA فى عدة أنسجة من النبات. بصفة عامة مجموعة واحدة دائما هى التى تدرس بالتفصيل اكثر من الاخريات، وهو مجموعة الانزيمات الموجودة فى مستخلص السويقات الفوق فلقية لنبات

البازلاء النامية فى الظلام. يظهر فى هذه الحالة ضرورة وجود فليفوبروتين flavoprotein الذى يعطى ثانى اكسيد الهيدروجين hydrogen peroxide. أكسدة IAA بثانى اكسيد الهيدروجين بمساعدة البروكسيديز peroxidase ليعطى بعض المواد الغير نشطة، يحتمل ان يكون اندول ألدهايد indolealdehyde (شكل 7-18). تخميل الأكسين بهذه الطريقة جزىء واحد من الأكسجين يستهلك لتخميل جزىء واحد من IAA وينطلق ثانى أكسيد الكربون.

زيادة عن الإندول ألدهايد، نواتج أخرى اقترحت (17،24) مع أن الواقع والمقبول هو أن ناتج أكسدة IAA هو الاندول ألدهايد، كما ذكر سابقاً طرق أكسدة IAA وجدت فى عدّة نباتات، وفى حالات عديدة وجدت مختلفة عن مؤكسد IAA الاصلى الموجود فى نبات البازلاء (3،28). فى هذه الطرق حصل على نواتج مختلفة من أكسدة IAA.

لقد وجد تناسباً عكسيا بين نشاط مؤكسد IAA ومحتوى IAA فى النبات (18،13،14،22). وهى أنه عندما يكون محتوى IAA عاليا يكون نشاط مؤكسد IAA منخفضا والعكس صحيح. المناطق المرستيمية التى تحتوى على كميات عالية من الأكسين بها نشاط مؤكسد IAA منخفضاً. يعتقد أن الجذور بصفة عامة محتواها من الأكسين منخفضاً، وجد أن بها نشاط مؤكسد IAA عالياً (8). فى الحقيقة جالستون Galston (6) وجد (على الاقل فى نبات البازلاء) أن كلما تقدمت الخلايا بالسن يزيد نشاط مؤكسد IAA ونقص محتواها من الأكسين.



شكل 7-18 : رسم توضيحى يمثل نظام IAA أكسيديز.

لقد وجد فى أنسجة النباتات الصغيرة أن زيادة كبيرة فى تخميل IAA نتيجة معاملتها بـ IAA الصناعى أو احد مشابهات جزىء IAA. يمكن أن IAA يستطيع أن يسبب إنتاج الانزيم الذى يكسره (8،6). هذا مهم جداً حيث ان IAA الذى يسبب النمو، يضع الطريقة التى تقود إلى نهاية النمو.

جالستون باحث مهم فى نمو النبات يقول:

يظهر أنه من الممكن نقصان حساسية الخلايا المعمرة للأكسين نتيجة احتوائها على نشاط عالى لمؤكسد IAA والذى بدوره نتيجة أولية سببها IAA. بالرجوع إلى هذا النظام فإن ادارة IAA للخلايا الصغيرة ليس فقط يسبب النمو ولكنه يضع سلسلة من الاحداث تقود إلى نقصان أو إيقاف النمو نهائيا.

أكسدة بالضوء Photooxidation

لقد عرف من زمن بعيد أن IAA يمكن تخميله بالاشعة المؤينة. أوضح اسكوج Skoog (30،29) سرعة تخميل IAA النقى بتعريضه لاشعة x وأشعة جاما. كذلك لاحظ أن اذا وضع IAA فى جوّ من النيتروجين التخميل يكون قليلا أو لا يحدث كليا. هذا يدل أن التخميل سببه أكسدة بالبروكسيد المتكون خلال التعرض للاشعة (9). هناك بعض الادلة أن كمية قليلة من IAA هى التى تخمل أو تؤكسد بهذه الطريقة، معظم التأثير الضار لهذه الانواع من الاشعة على IAA غير مباشر. مثلا جوردن Gordon (6) أدعى أن معظم تأثير الاشعة المؤينة على تكوين الاكسين يمكن إيجاده فى تكسير الاشعة لمجموعة الانزيم الذى يحول التريبتوفان tryptophan إلى IAA.

الضوء الفوق البنفسجى ultraviolet كذلك يخمل IAA. هذا يمكن توقعه بسبب التركيب الدائرى لجزىء IAA، الذى يمتص إلى حد ما الضوء الفوق البنفسجى (اعلا امتصاص حوالى 280 mμ). هنا يوجد تأثير مباشر على جزىء IAA بسبب امتصاص الضوء الفوق بنفسجى. تعيين نسبة الأكسين فى الأنسجة قبل وبعد التعرض للاشعة الفوق بنفسجية (23،4) وجد أن هذا النوع من الاشعة ينقص نسبة الاكسين فى النبات.

REFERENCES

1. Audus, L. J. 1959. *Plant growth substances.* New York: Interscience Publishers.
2. Bentley, J. A. 1950. Growth-regulating effect of certain organic compounds. *Nature* 65:449.
3. Briggs. W. R., G. Morel, T. A. Steeves, I. M. Sussex, and R. H. Wetmore. 1955. Enzymatic auxin inactivation by extracts of the fern, *Osmunda cinnamomea L. Plant Physiol.* 30:143.
4. Burkholder, P. A., and E. S. Johnston. 1937. Inactivation of plant growth substance by light. *Smithsonian Inst. Misc. Collections* 95:20.
5. Fawcett, C. H., M. A. Ingram, and R. L. Wain. 1952. β-Oxidation of ω-phenoxyalkylcarboxylic acids in the flax plant. *Nature* 170:887.
6. Galston, A. W. 1956. Some metabolic consequences of the administration of indoleacetic acid to plant cells. In R. L. Wain and F. Wightman, eds., *The chemistry and mode of action of plant growth substances.* London: Butterworths Scientific Publications.
7. Galston, A. W., and R. S. Baker. 1949. Studies on the physiology of light action. II. The photodynamic action of riboflavin. *Am. J. Botan.* 36:773.
8. Galston, A. W., and L. Y. Dalberg. 1954. The adaptive formation and physiological significance of indoleacetic acid oxidase. *Am. J. Botan.* 41:373.
9. Galston, A. W., and W. S. Hillman. 1961. The degradation of auxin. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 14:647. Berlin: Springer.
10. Gordon, S. A. 1956. The biogenesis of natural auxins. In R. L. Wain and F. Wightman, eds., *The chemistry and mode of action of plant growth substances.* London: Butterworths Scientific Publications.
11. Haagen-Smit, A., and F. W. Went. 1935. A physiological analysis of the growth substance. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch.* (Amsterdam) 38:852.
12. Irvine, V. C. 1938. Studies in growth-promoting substances as related to x-radiation and photoperiodism. *Univ. Colo. Studies* 26:69.
13. Jacobson, B. S., and S. M. Caplin. 1967. Distribution of an indoleacetic acid-oxidase-inhibitor in the storage root of *Daucus carota. Plant Physiol.* 42:578.
14. Kerstetter, R. E., and G. W. Keith, Jr. 1966. Direct assay of IAA decarboxylating rate in excised tobacco pith: relation to aging. *Plant Physiol.* 41:903.
15. Koepfli, J. B., K. V. Thimann, and F. W. Went. 1938. Phytohormones: structure and physiological activity. *J. Biol. Chem.* 122:763.
16. Leopold, A. C. 1955. *Auxins and plant growth.* Los Angeles: University of California Press.
17. Manning, D. T., and A. W. Galston. 1955. On the nature of the enzymatically catalyzed oxidation products of indoleacetic acid. *Plant Physiol. 30:225.*
18. McRae, D. H., and J. Bonner. 1952. Diorthosubstituted phenoxyacetic acids as anti-auxins. *Plant Physiol.* 27:834.
19. McRae, D. H., and J. Bonner. 1953. Chemical structure and antiauxin activity. *Physiol. Plant.* 6:485.
20. Muir, R. M., and C. Hansch. 1955. Chemical constitution as related to growth regulator action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 6:157.
21. Muir, R. M., C. H. Hansch, and A. H. Gallup. 1949. Growth regulation by organic compounds. *Plant Physiol.* 24:359.
22. Pilet, P. E. 1967. Auxin content and auxin catabolism in relation to the growth polarity. *Physiol. Plant.* 20:285.
23. Popp, H. W., and H. R. C. McIlvaine. 1937. Growth substances in relation to the mechanism of the action of radiation on plants. *J. Agr. Res.* 55:931.

24. Ray. P. M., and K. V. Thimann. 1955. Steps in the oxidation of indoleacetic acid. *Science* 122:187.
25. Reinert, J. 1952. Über die Bedeutung von Carotin und Riboflavin für die Lichtreizaufnahme bei Pflanzen. *Naturwiss.* 39:47.
26. Reinert, J. 1953. Über die Wirkung von Riboflavin und Carotin bein Phototropismus von Avena-Koleoptilen und bei anderen pflanzlichen Lichtreizreaktionen. *Z. Botany* 41:103.
27. Sequeira, L., and L. Mineo. 1966. Partial purification and kinetics of indoleacetic acid oxidase from tobacco roots. *Plant Physiol.* 41:1200.
28. Sequeira, L., and T. A. Steeves. 1954. Auxin inactivation and its relation to leaf drop caused by the fungus *Omphalia flavida. Plant Physiol.* 29:11.
29. Skoog, F. 1934. The effect of x-rays on growth substance and plant growth. *Science* 79:256.
30. Skoog, F. 1935. Effect of x-irradiation on auxin and plant growth. *J. Cell Comp. Physiol.* 7:227.
31. Smith, M. S., and R. L. Wain. 1952. The plant growth-regulating activity of *dextro* and *laevo* α(2 naphthoxy) propionic acid. *Proc. Roy. Soc.* 139:118.
32. Synerholm, M. E., and P. W. Zimmerman. 1947. Preparation of a series of 2,4-dichlorophenoxyaliphatic acids. *Contr. Boyce Thompson Inst.* 14:369.
33. Tang, Y. W., and J. Bonner. 1947. The enzymatic inactivation of idnoleacetic acid. *Arch. Biochem. Biophys.* 13:11.
34. Thimann, K. V. 1935. On an analysis of activity of two growth-promoting substances on plant tissues. *Proc. Kon. Acad. Wet.* (Amsterdam) 38:896.
35. Thimann, K. V. 1951. The synthetic auxins: relation between structure and activity. In F. Skoog, ed., *Plant growth substances.* Madison, Wisc.: University of Wisconsin Press.
36. Veldstra, H. 1944. Researches on plant growth substances IV. The relation between structure and activity. *Enzymologia* 11:97.
37. Wallace, R. H., and A. E. Schwarting. 1954. A study of chlorophyll in a white mutant strain of *Helianthus annuus. Plant Physiol.* 29:431.
38. Went, F. W., and K. V. Thimann. 1937. *Phytohormones.* New York: The Macmillan Co.
39. Zimmerman, P. W., and A. E. Hitchcock. 1942. Substituted phenoxy and benzoic acid growth substances and the relation of structure to physiological activity. *Contr. Boyce Thompson Inst.* 12:321.
40. Zimmerman, P. W., A. E. Hitchock, and F. Wilcoxon. 1936. Several esters as plant hormones. *Contr. Boyce Thompson Inst.* 8:105.

الفصل التاسع عشر

الجبرلينيات والسيتوكينينات والإيثيلين

The gibberellins, the cytokinins, and ethylene

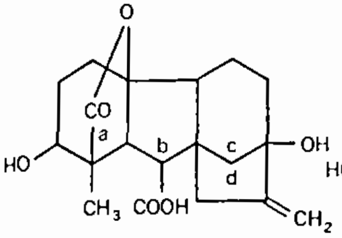
الـجـبـرلـيـنـيـات Gibberellins

لولا مرض الباكنى Bakanae الذى له تأثير كبير على إنتاج الارز فى اليابان. لكان وجود الجبرلين فى النبات غير معروف إلى يومنا هذا. الفلاحون فى اليابان لاحظوا أن النباتات المصابة بهذا المرض أطول من غيرها. كذلك هذه النباتات ضعيفة ولونها هافت وأحيانا لا تحمل ثمار (100). يسبب هذا المرض نقص فى أنتاج الارز يصل إلى 40% . علماء اليابان كانوا مهتمين لمعرفة أسباب هذا المرض والتحكم فيه.

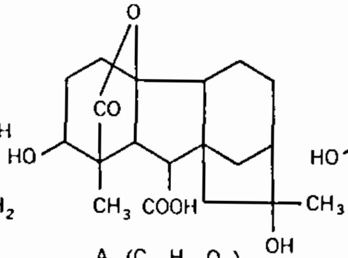
فى بداية القرن العشرين وضع برنامج مكثف للبحث فى أسباب مرض الباكنى. عالم أمراض نبات يابانى أوضح العلاقة بين مرض الباكنى وفطر الفيوزيريم fusarium moniliforme . أوضح العالم سوادا Sawada (112) ان المرض سببه مادة يخرجها الفطر إلى النبات. كورساوا Kurosawa (63) اثبت بالتجارب المعملية أن المستخلص المعقم من هذا الفطر يعطى نفس الأعراض على بادرات الأرز السليمة. وأخيراً فى سنة 1938 العالمان يابوتا وسميكى Yabuta and Sumiki استطاعا فصل بلورات الجبرلين. منذ ذلك الوقت الجبرلينيات واشباه الجبرلينيات أثبت وجودها فى النباتات الراقية (65،96).

التركيب الكيميائى للجبرلينيات Chemistry of the gibberllins

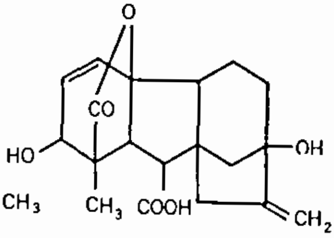
إلى وقتنا الحاضر اكثر من ثلاثين جبرلين امكن استخلاصها من النبات وفى بعض الأحوال إثنين أو اكثر من الجبرلينيات المختلفة وجدت فى نفس النبات. مثلا الجبرلينيات A_3،A_5،A_{20}،A_{26}،A_{27} استخلصت من نبات مجد الصباح pharbitis nil (89, 128) . التركيب الكيميائى للثلاثة عشرة الجبرلينيات الاولى الذى وجدت فى إنسجة النبات موضحة فى شكل 19-1. من الواضح أن العلاقة قريبة



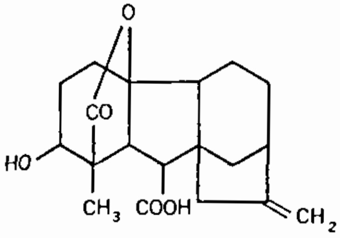
A_1 ($C_{19}H_{24}O_6$)



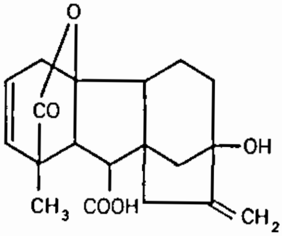
A_2 ($C_{19}H_{26}O_6$)



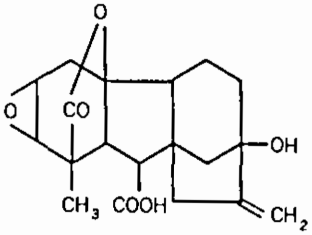
A_3 ($C_{19}H_{22}O_6$)



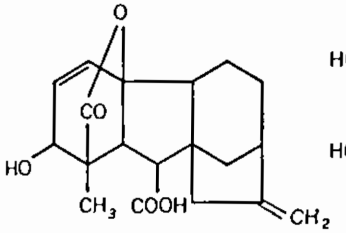
A_4 ($C_{19}H_{24}O_5$)



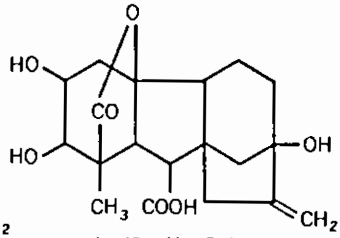
A_5 ($C_{19}H_{22}O_5$)



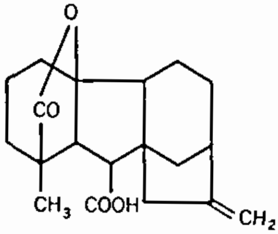
A_6 ($C_{19}H_{22}O_7$)



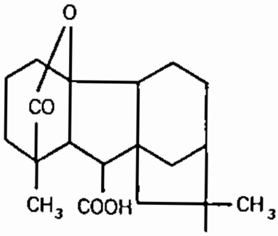
A_7 ($C_{19}H_{22}O_5$)



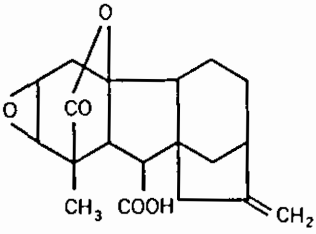
A_8 ($C_{19}H_{24}O_7$)



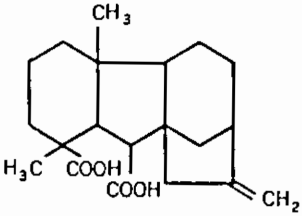
A_9 ($C_{19}H_{24}O_4$)



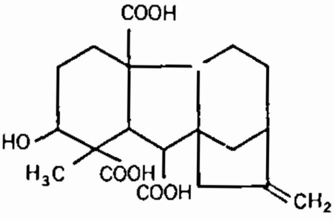
A_{10} ($C_{19}H_{26}O_5$)



A_{11} ($C_{19}H_{22}O_5$)



A_{12} ($C_{20}H_{28}O_4$)

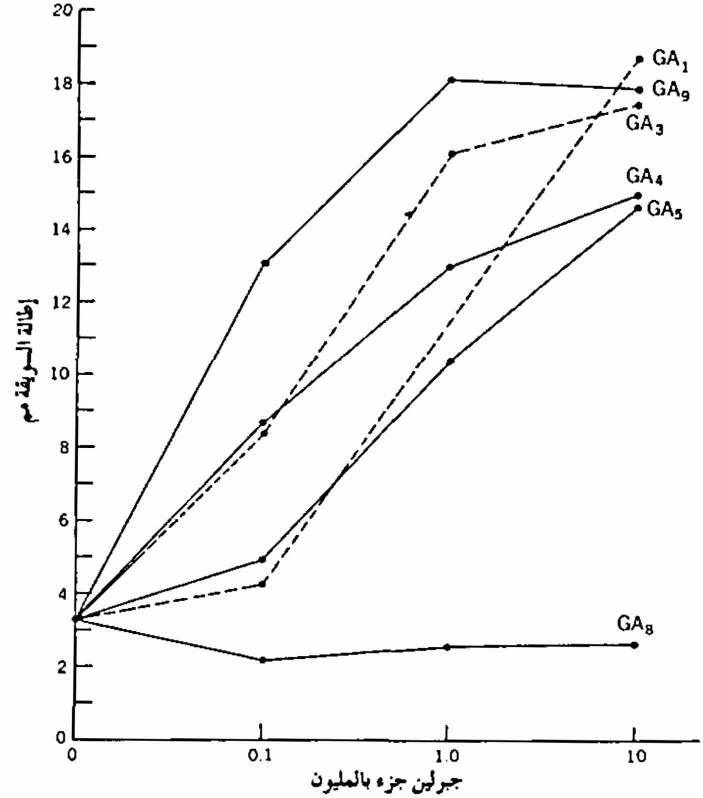


A_{13} ($C_{20}H_{26}O_7$)

شكل 1-19 : التركيب الكيميائى لثلاثة عشرة جبرليناً طبيعياً.

جداً لكل جبرلين من الآخر. كيميائيا كلها تحمل نفس الهيكل الكربونى ومتشابهة فى التركيب. كل الجبرلينيات تستطيع ان تزيد من طول الساق فى النبات أو تزيد فى انقسام الخلايا أو التأثرين فى نفس الوقت. ولكن تأثيرات الجبرلينيات ممكن ان تكون مختلفة (شكل 19-2).

كيميائيا الجبرلينيات ترجع إلى مجموعة كبيرة من المركبات الذى تنتج طبيعيا وتعرف بالتربينويدز terpenoids. مجموعة كبيرة من هذه المركبات (مثلا استيرول sterols والكروتينويدز carotenoids) توجد فى النبات. التربينويدز مبنية من جزيئات تتكون من خمس ذرات كربون الأيسوبرين isoprene units. جزيئين



شكل 19-2 : زيادة طول السويقة التحت فلقية لنبات السلاطة Lactuca sativa (Arctic King) السويقة قيست بعد ثلاثة أيام نمو من المعاملة. كل نقطة على المنحنى تمثل متوسط 30 بادرة.

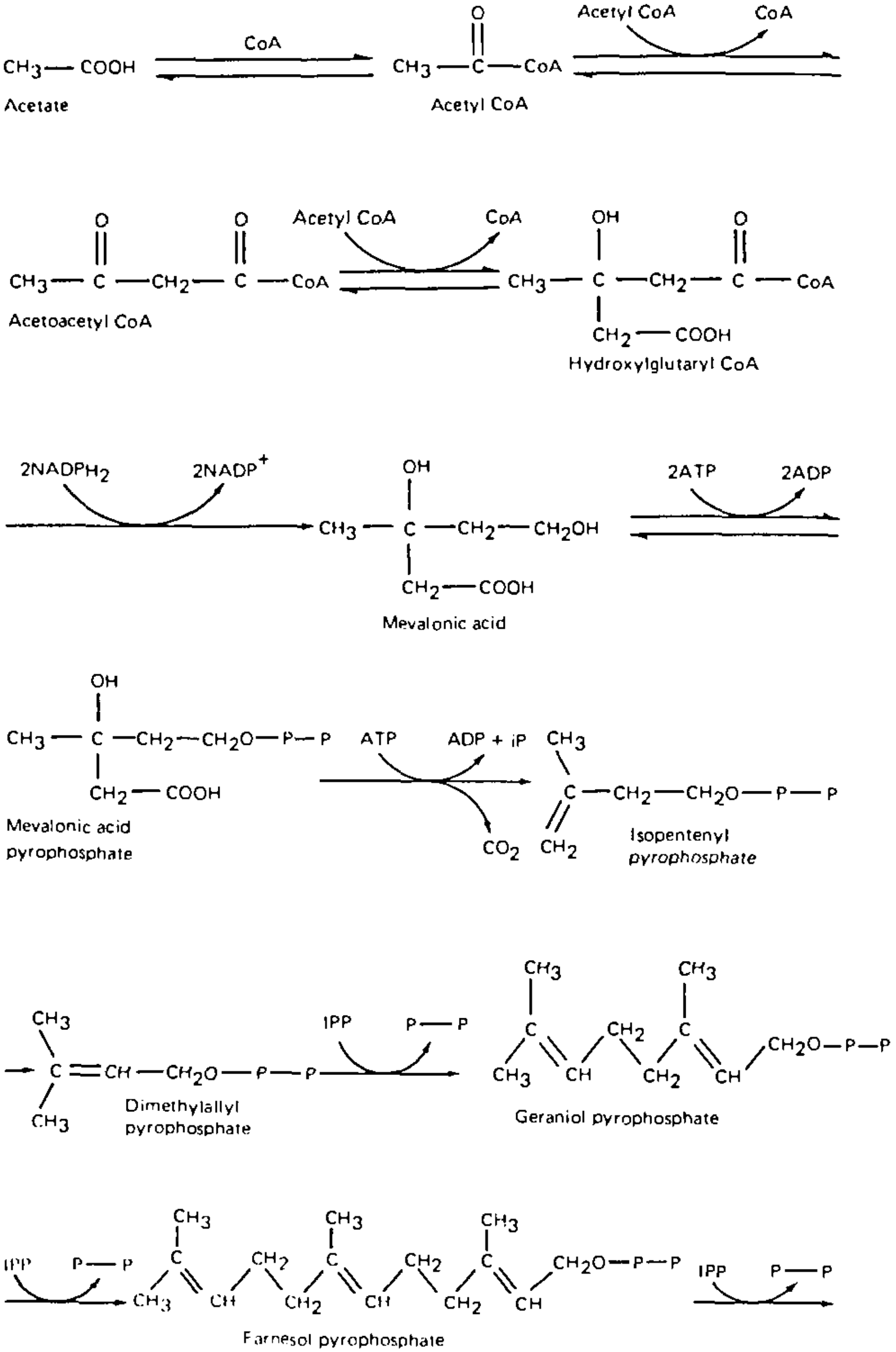
(Reproduced from data of V.K. Rai and M.M. Laloraya. 1967. Physiol. Plant. 20:879.)

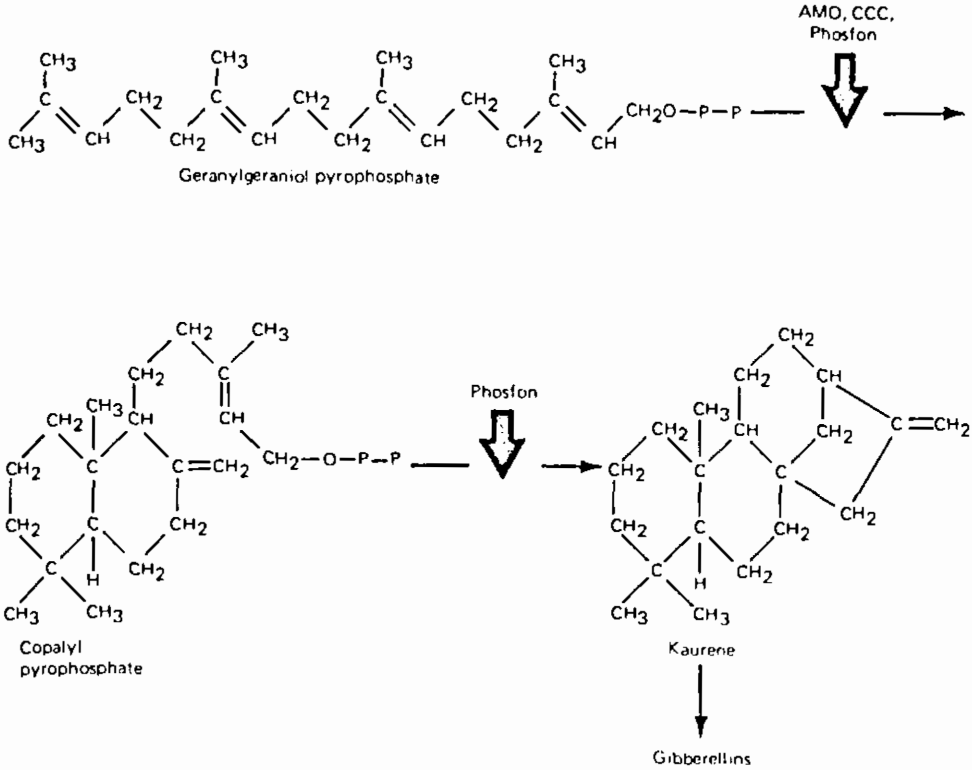
يكونا احادى التربين (10c). ثلاثة جزيئات تكون سسكويتربين (15c). وأربعة جزيئات تكون ثنائى التربين (20c). المكون الاول للجبرلين هو ثنائى التربين يعرف بالكورين kaurene.

استعمال المواد المشعة فى التجارب المعملية أوضحت ان الخلات acetate مادة أولية لتكوين الجبرلينيات. كذلك التجارب تبين ان كما يحدث فى كثير من التفاعلات الحيوية، نقل مجموعة الاسيتيل النشطة تحتاج إلى كونزيم A (CoA). الخطوات الاولى فى تكوين الجبرلين هى تكوين حامض المفالونيك mevalonic acid فى وجود ذرتين من الادينوسين تريفوسفيت (ATP) والانزيم كينيز kinase. يتم فسفرة الميثولونيت فى خطوتين إلى حامض المفولونيك بيروفسفيت. بنقصان ثانى اكسيد الكربون من المركب الاخير فى حضور (ATP) والانزيم ينتج أيسوبنتينيل بيروفسفيت (IPP)، وحدة أيسويرينويدية خماسية الكربون تتكون منها الكريتينويدز والجبرلينيات.

باعادة ترتيب الذرات فى جزيء الايسوبنتينيل بيروفسفيت (IPP) يكون ثنائى الميثليل بيروفسفيت، هذه الخطوة الاولى لتكوين التربينويدز الراقية. التفاعل يتم بمساعدة الانزيم أيسوبنتينيل بيروفسفيت ايسوميريز. بعد هذا ثنائى الميثليل بيرفسفيت يستقبل جزيء أيسوبنتينيل بيروفسفيت. ينتج من التفاعل التراكمى مركب من عشرة ذرات كربون جيرنيول بيروفسفيت. باضافة الايسوبتينيل بيروفسفيت مرتين ينتج أولا فرنيسول بيوفسفيت (15c) وبعدها ثنائى التربين جرنيل جرنويل بيروفسفيت (20c)، هذا المركب أولا يتحول إلى ثنائى التربين الكحول كوبليل بيروفسفيت وبعدها إلى كورين. كورين ممكن أن يتحول بسهولة إلى جبرلين فى انسجة النبات. الخطوات التى تقود إلى تكوين الجبرلين من الخلات موضحة فى شكل 19-3.

من الظاهر أن التغيرات من جبرلين إلى آخر فى انسجة النبات تحدث باستمرار. كذلك هناك ما يثبت ان هناك بعض الجبرلينيات مرتبطة فى مركبات أخرى فى انسجة النبات فى شكل جبرلين جليكوسيدز (مثلا مرتبطة مع سكر). ماإذا كان هذه صورة من ظاهرة إخمال الجبرلين ولكنها غير معروفة. وفى


CoA
Acetate
Acetyl CoA
Acetyl CoA
CoA
Acetoacetyl CoA
Acetyl CoA
CoA
Hydroxylglutaryl CoA
2NADPH2
2NADP+
Mevalonic acid
2ATP
2ADP
Mevalonic acid pyrophosphate
ATP
ADP + iP
CO2
Isopentenyl pyrophosphate
Dimethylallyl pyrophosphate
IPP
P—P
Geraniol pyrophosphate
IPP
P—P
Farnesol pyrophosphate
IPP
P—P

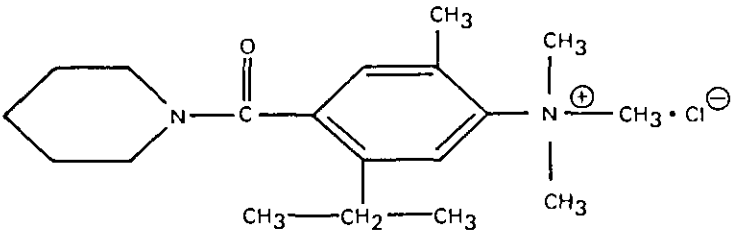


شكل 3-19 : خطوات التخليق التي تقود لتكوين الجبرلين من الخلات لاحظ مواقع تأثير المثبطات AMO و CCC وفسفون D .

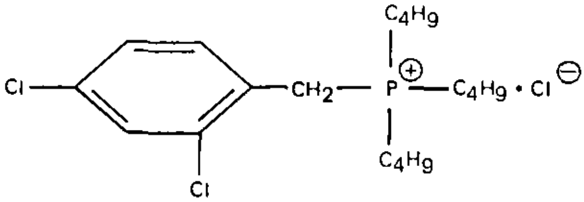
النهاية فان من دواعى الدهشة أن حامض الابسزيزك الذى هو سيسكوتربينويد يتبع في تكوينه نفس الخطوات الاولى لتكوين الجبرلين. هذان منظمان النمو لهما تأثيرات مضادة فى نظام النمو فى النبات.

مضادات الجبرلين أو مثبطات النمو Anti - gibberellins or growth retardants

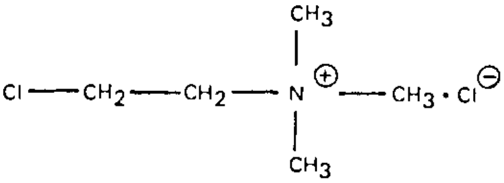
خلال العشرين سنة الاخيرة هناك مجموعة من المركبات التى تم تحضيرها فى المعمل لها تأثير مضاد للجبرلين على النمو. المركبات مضادات الجبرلين لانها تنقص أطوال النباتات يشار إليها بمثبطات النمو. أهم هذه المركبات هى 2 أيسوبروبيل – 4 (ثلاثى الميثايل امونيوم كلوريد) 5 ميثيل فينيل بيردين كربوكسيليت (AMO 1618). وبتاكلورايتايل كرايمتايل امونيوم كلوريد (CCC) وكراليبيوثيل 4,2 دايكلور بنزيل فوسفونيوم كلوريد (phosfon D). التركيب



AMO-1618



Phosfon-D



CCC

شكل 4-19 : التركيب الكيميائى لثلاثة معوقات النمو AMO 1618 و phosphon D و CCC.

الكيميائى لهذه المركبات الثلاثة موضحة فى شكل 4-19.

دراسات عديدة اوضحت ان التأثير المثبط لهذه المواد على نمو النبات يمكن التغلب عليه باستعمال حامض الجبرليك (GA). مثلا لوكهارت (74) Lockhart اوضح ان التأثير المثبط لـCCC والفسفون (phosfon D) على اطالة الساق فى نبات الفاصولياء يمكن التغلب عليه باستعمال حامض الجبرليك GA_3. فى دراسة أخرى كندى ومن معه Kende et-al (58) وجدوا أن AMO و CCC أخرا إنتاج الجبرلين فى مزرعة الجبرلا gibberella ولكنهما لم يؤثرا بأى طريقة فى نمو الفطر. من هذا ودراسات عديدة أخرى اتضح ان AMO و CCC والفسفون D تثبط نمو النبات بمنع تكوين الجبرلين. البعض يمكنه المناقشة بأن

مثبطات النمو هذه تؤخر النمو بتدخلها فى تأثير الجبرلين ولا تؤثر فى انتاجه فى انسجة النبات. من الملاحظ فى أنسجة النبات أن التأثيرات الناشئة من اعطاء الجبرلين للنبات من الخارج لا تؤثر فيها هذه المثبطات ولو كانت بتركيزات عالية جداً (65).

فى الحقيقة بحوث كيميائية جيدة عملها شارلزويست Charles West وفريقه فى جامعة كاليفورنيا عينوا فيها المكان الحقيقى للتأثير المثبط لـ AMO و CCC والفسفون D (27،28،105،115). يظهر ان المثبطات الثلاثة توقف تحويل جرنيل جونويل بيروفسفيت إلى كوبليل فيروفسفيت بهذه الطريقة ثبط تكوين الكورين والمركبات المشابهة الاخرى (مثلا الجبرلينيات) التى تتكون من هذا المركب الوسط، الفسفون D اقل تخصصا فى تأثيره من AMO و CCC مع ذلك فإنه يمنع تحويل كوبليل بيروفسفيت إلى كورين (أنظر شكل 19-3)

التأثيرات الفسيولوجية Physiological effects

بسبب انتشار الجبرلين الواسع فى النبات وبسبب تأثيرات الجبرلين المعطى من الخارج إلى النبات المختلفة. عليه يعتبر الجبرلين من الهرمونات الطبيعية. فى الحقيقة لقد قورن بالاندول حامض الخليك IAA فى نشاطه البيولوجى، ولكنهما فى بعض الاحيان تأثيرهما يختلف (شكل 19-1) واحيانا أخرى يتشابه (42). الجبرلين له تأثير مشابه للأكسين فى زيادة طول الخلية، وفى انتاج الثمار بدون بذور، وزيادة نشاط خلايا الكمبيوم، وفى زيادة تكوين البروتين والحامض النووى (RNA).

سنتكلم فيما يلى على تأثير الجبرلين على القصر فى طول النبات الموروث، واطالة ساق الزهرة والتزهير، وتأثير الضوء المثبط لنمو النبات، وإنتاج الثمار بدون تلقيح، وعلى تحرك المواد الغذائية المخزونة أثناء الإنبات.

القصر الموروث Genetic dwarfism : من التأثيرات المميزة للجبرلين قدرته على

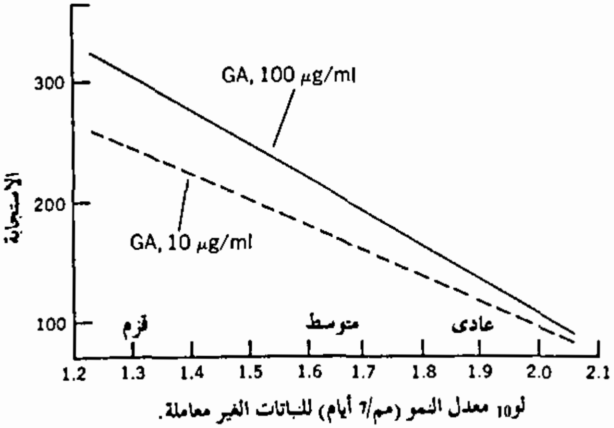
جدول 19-1 : ملخص للتأثيرات المختلفة للأكسين والجبرلين.

النشـــاط	أكسين	جبرلين
الانتقال القطبي	نعم	لا
زيادة تكوين الجذور	نعم	لا
تنبيط النمو الطولى في الجذر	نعم	لا
تأثير سقوط الأوراق	نعم	لا
تثبيط نمو البرعم الأبطى	نعم	لا
تسبب تكوين النمو السرطانى	نعم	لا
زيادة نمو الورقة إلى أسفل	نعم	لا
زيادة نمو النبات الكامل وخاصة النباتات القصيرة وأوراق نبات الفلقة الواحدة	لا	نعم
زيادة إنبات البذور وإنهاء حالة السبات	لا	نعم
زيادة إطالة ساق النبات والتزهير فى النباتات الغير معاملة بالتبريد فى نباتات الحولين وفى نباتات اليوم الطويل	لا	نعم

(After A.W. Galston and W.K. Purves. 1960. Ann. Rev. Plant Physiol. 11:239.

إظهار القصر فى نباتات معينة. القصر الناتج من إنقلاب المورّث. هذا الانقلاب يمكن يسبب إيقاف مسار التحول الغذائى الذى يقود إلى إنتاج الجبرلين أو بعض أماكن النمو التى لها علاقة بالنشاط البيولوجى للجبرلين. عامة، هذا القصر ناتج من قصر فى السلاميات وليس فى عددها. لهذا السبب، عندما يعطى الجبرلين إلى نبات قصير مثل البازلاء pisum sativum أو الفول vicia faba أو الفاصولياء phaseolus multiflorus يطول ويصبح من الصعب التفريق بينه وبين النباتات الاخرى (9). الجبرلين المعطى للنباتات العادية ليس له تأثير. (شكل 19-5) يوضح تأثير الجبرلين على سلاميات النباتات القصيرة والعادية للبازلاء. لاحظ عدم وجود التأثير فى النباتات العادية والتأثير الممتاز فى النباتات القصيرة. كذلك لاحظ زيادة التأثير بزيادة تركيز الجبرلين المعطى.

لقد أعتقد كثير من البحاث أن قصر الطول الذى يصححه الجبرلين سببه نقص فى إنتاج الجبرلين فى النبات أو نقص فى التركيز إلى درجة لا يؤثر فى النمو. هذا ممكن يرجع إلى نقص فى الإنزيم الذى يدخل فى التفاعل الذى ينتج منه الجبرلين. إعطاء الجبرلين من الخارج يعوض النقص فى انتاجه.



شكل 5-19 : العلاقة بين معدل النمو واستجابة البازلاء لحامض الجبرليك. علامة الاستجابة = متوسط زيادة النباتات المعاملة × متوسط زيادة النباتات الغير معاملة × 100.
(After P.W. Brian and H.G. Hemming. 1965. Physiol. Plantarum 8:669.)

كذلك هناك من يعتقد أن سبب قصر النبات هو وجود مواد مثبطة للنمو تنتج طبيعيا فى هذا النبات، والجبرلين يضاد مفعول هذا المثبط. هناك مايدل على صحة النظريتين.

اطالة ساق الزهرة والتزهر Bolting and flowering : بالإضافة إلى دور الجبرلين فى إطالة السلاميات. مهمة الجبرلين فى نباتات عديدة هو التحكم فى التوازن مابين طول السلاميات وتكوين الاوراق. مثلا فى نباتات كثيرة تكوين الاوراق يكون غزيراً مع قصر فى إطالة السلاميات، هذا الشكل من النمو يعرف بالنمو النجمى rosette، قبل التزهر مباشرة يحدث زيادة كبيرة فى نمو السلاميات الساق احيانا يزيد فى الطول من خمس إلى ستة مرات طوله الأصلى.

فى العادة هذا النوع من النبات هو نبات يوم طويل نجمى يحتاج إلى حد أدنى من طول النهار ليحدث به إطالة الساق والتزهير. أو نبات نجمى يحتاج إلى معاملة بالتبريد حتى يحدث به إطالة الساق والتزهير. اذا وضع نبات اليوم الطويل تحت ظروف اليوم القصير والنبات الذى يحتاج إلى التبريد بدون معاملة فاننا نحصل على النبات النجمى.

معاملة هذه النباتات بالجبرلين تحت الظروف التى تعطى النبات النجمى يسبب إطالة الساق والتزهير فى هذه النباتات (64،66،126). من الممكن كذلك فصل اطالة الساق عن التزهير بالتحكم فى كمية الجبرلين المعطاة، النبات

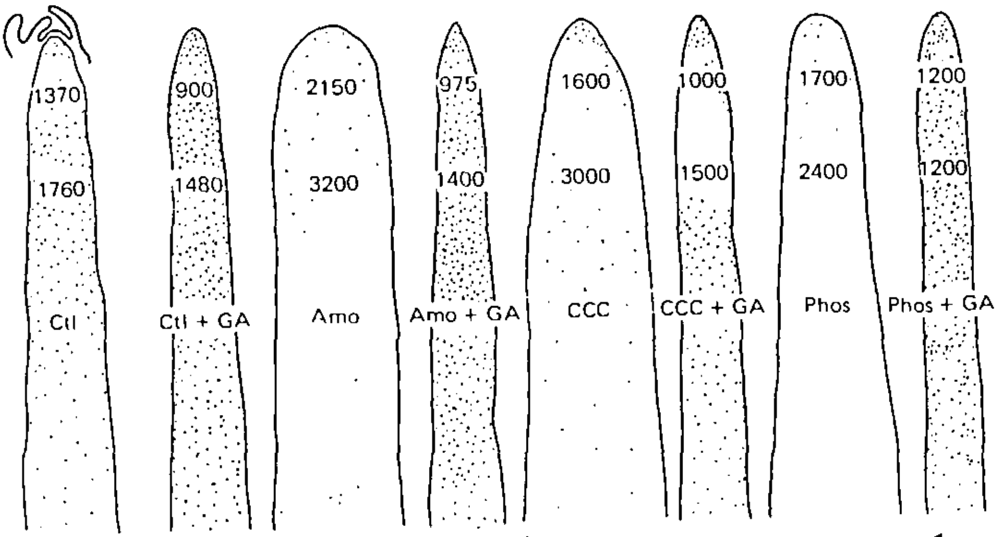
يحدث فيه إطالة الساق بدون تزهير اذا أعطى كمية قليلة من الجبرلين (100).

فصل إطالة الساق من التزهير فى النباتات النجمية بالمعاملة بالجبرلين قاد بعض العلماء إلى الإعتقاد بأن التزهير هو تأثير غير مباشر للجبرلين. زيادة نمو الساق تفرض إنتاج مركبات عديدة يحتاج لها فى إطالة السلاميات. بعض هذه المركبات وجودها أو تركيزاتها يمكن ان تسبب تماير منشأ الأزهار. زيادة على هذا معاملة نباتات اليوم القصير بالجبرلين تحت الاضاءة الغير مناسبة للتزهير ليس له أى تأثير (117). فى الحقيقة هناك حالة واحدة على الاقل فيها المعاملة بالجبرلين تنقص التزهير فى نباتات اليوم القصير تحت الإضاءة الملائمة للتزهير (49).

من المحتمل أن سبب بقاء النبات نجمى أو إطالة الساق والتزهير يكمن فى كمية الجبرلين الموجودة فى النبات. مثلا هناك ما يثبت أن المواد المشابهة للجبرلين فى النبات النجمى تكون مرتبطة بمركبات أخرى اكثر مما فى النبات العادى. مع هذا توجد تركيزات أعلى من اشباه الجبرلين فى النباتات التى حدث فيها إطالة فى الساق وتحتاج إلى التبريد مثلا الإقحوان chrysanthemum morifolium ونباتات اليوم الطويل مثل الردبيكية rudbeckia speciosa اكثر من مثلاتها النجمية (48، 91).

الجدير بالذكر أن تأثير الجبرلين على إطالة الساق تشمل زيادة إنقسام وإطالة الخلايا. النباتات التى تعطى تأثيرات موجبة للجبرلين تظهر فيها زيادة كبيرة فى إنقسام الخلايا فى المنطقة المرستيمية التحت علوية. لقد اثبت هذا باستعمال المواد المثبطة للنمو التى لها تأثير مضاد للجبرلين. مثلا مثبطات النمو AMO و CCC وفسفون D مركبات تعمل بايقاف إنتاج الجبرلين فى النبات، هذه المركبات تؤخر إنقسام الخلايا فى المنطقة المرستيمية التحت علوية وتسبب الزيادة فى العرض للقمة النامية. مع هذا لو أعطى الجبرلين مع أحد هذه المركبات فإن تأثيره المثبط يلغى (108) انظر شكل 19-6.

تثبيط نمو الساق بالضوء Light inhibited stem growth: لو قورن نمو الساق فى الظلام مع مثيله النامى فى الضوء يلاحظ أن الضوء له تأثير مثبط على نمو



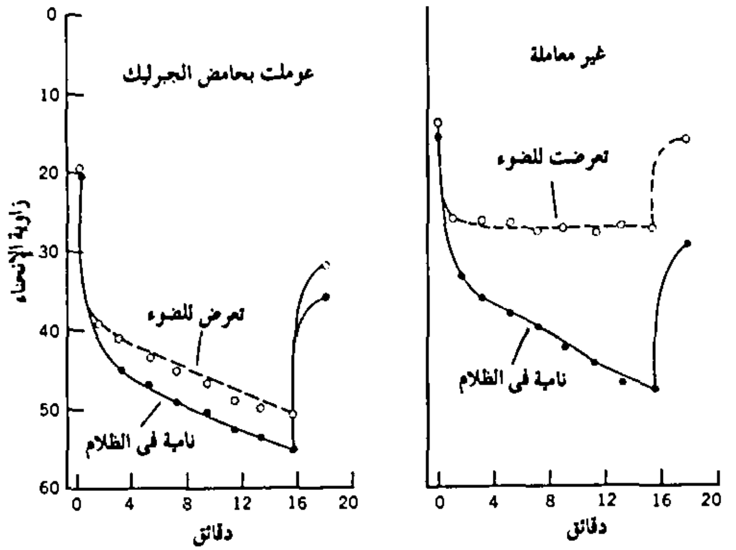
شكل 6-19 : كثافة وتوزيع الانقسام المباشر فى أنسجة نخاع الاقحوان المعاملة AMO1618 وCCC والفسفون D فى وجود وغياب الجبرلين المضاف. كل نقطة تمثل إنقسام واحد. لاحظ أن معوقات النمو تثبط انقسام الخلايا كثيراً وتسبب النمو في العرض للقمة النامية.

(After R.M. Sachs and A.M. Kofranek. 1963. Amer J. Botany 50:772.)

الساق. إعطاء الجبرلين إلى الساق النامى في الضوء يزيد من طوله زيادة كبيرة. لو أخذنا فى الاعتبار الحقائق المذكورة أعلاه لتساءلنا على العلاقة بين الجبرلين المنتج فى النبات والضوء الممتص بالنبات؟

التأثير المضاد للجبرلين المعطى من الخارج لتثبيط الضوء لإطالة الساق يقودنا للإعتقاد بأن الجبرلين المنتج فى النبات هو العامل المحدد فى نمو الساق. أوضح إعتقاد هو أن الضوء يسبب تثبيط نمو الساق بخفض كمية الجبرلين الموجودة فى النبات. تأثير الضوء المثبط للنمو يمكن التغلب عليه بإعطاء جبرلين من الخارج إلى النبات. مع ذلك البحث فى هذه المسببات وضعت الشك أمام هذا التفسير البسيط.

لوكهارت Lockhart : مقترح نظرية الضوء ينقص من كمية الجبرلين فى النبات أوضح زيادة كمية الجبرلين تزيد من بلاستيكية جدر الخلايا الصغيرة (73). فى مناقشة سابقة ذكرنا أهمية بلاستيكية جدر الخلايا فى زيادة حجمها. أوضح لوكهارت كذلك أن بلاستيكية جدر الخلايا تنقص فى النباتات النامية فى الضوء



شكل 7-19 : بلاستيكية جدر الخلايا النامية طولياً وفي الظلام وسيقان البازلاء المضاءة معاملة الإضاءة تتكون من 3 ساعات ضوء أحمر. أعطى حامض الجبرليك 3 ساعات قبل المعاملة بالضوء. البلاستيكية هنا قيست بالانحناء الباقى بعد تحويل الوزن. لاحظ أن البلاستيكية لم تنقص بالاضاءة عند إعطاء حامض الجبرليك.

(After R.M. Klein (ed.) 1961. Plant growth regulation. Ames, Iowa: Iowa State University Press.)

(شكل 7-19).

استنتج لوكهارت أن تعريض النبات للضوء ينقص من كمية الجبرلين فى النبات. والذى بدورها تنقص من بلاستيكية جذر الخلايا، ولهذا تثبط نمو الساق. إعطاء الجبرلين من الخارج يضاد تأثير الضوء فى نقص بلاستيكية جذر الخلايا (شكل 7-19). هناك مايثبت أن الضوء الاحمر يؤخر تكوين الجبرلين من المادة الاولية، لقد وجد هذا فى الدراسة على الإطالة فى ساق الفاصوليا phaseolus vulgaris بنتو pinto (75). من الواضح أن نتائج تثبيط الضوء الأحمر على إطالة الساق من الممكن إلغاءها باعطاء الجبرلين من الخارج. لهذا وفى هذا النبات على الاقل هناك ما يثبت أن الضوء يسبب نقصان الجبرلين فى النبات.

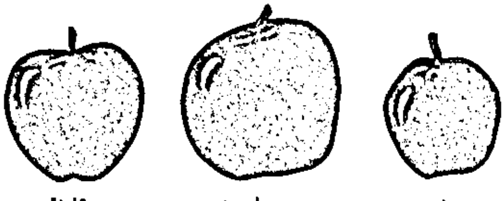
فى بحث قاموا به مور ومور وأبون Mohr and Mohr and Appuhn (86، 87) أمكن إيجاد دلائل ضد نظرية الضوء يثبط إطالة الساق بسبب الضوء ينقص من

كمية الجبرلين فى النبات. إطالة ساق نبات الخردل mustard النامى فى الظلام يمكن زيادته بالمعاملة بالجبرلين. فى الحقيقة، تركيزات الجبرلين التى لها أقصى تأثير متساوية على بادرات الخردل النامية فى الظلام والنامية فى الضوء. هذا لا يمكن أن يحدث إذا كان تأثير الضوء هو تخفيض كمية الجبرلين المنتجة فى النبات. هناك دائما إحتمال أن الضوء يزيد من إنتاج المثبطات فى النبات التى تتداخل فى نشاط الجبرلين على إطالة الساق. هناك ما يثبت هذا الاحتمال فى بحوث على نشاط الجبرلين فى اطالة ساق البازلاء (57،60).

ما إذا كان تأثير الجبرلين فى زيادة الاطالة وتأثير الضوء فى نقصان نمو الساق هما تأثيرات منفصلة عن بعضهما إلى حد الآن غير واضحة. بالتأكيد هناك أنصار للإحتمالين.

الاثمار الاإلقاحى Parthenocarpy : فيما سبق تعرضنا إلى ان المعاملة بالأكسين تسبب تكوين الثمار بدون إلقاح. فى السنوات الاولى من هذا الإكتشاف كان يعتقد أن نشاط الاكسين بعد الإلقاح هو السبب فى تكوين الثمار. فى الحقيقة، المعاملة بالاكسين بدل الإلقاح أصبح له قيمة إقتصادية فى تكوين الثمار.

مع أن الاكسينات ليست الهرمونات الطبيعية الوحيدة التى تستطيع تكوين الثمار بدون إخصاب. الجبرلينيات وجدت لها تأثير يمكن الاعتماد عليه فى إنتاج الثمار بدون إلقاح وفى حالات عديدة يظهر اكثر نشاطاً من الاكسين فى هذا المجال. فى الحقيقة هناك إمثلة عديدة يظهر فيها عدم تأثير الاكسين ونشاط الجبرلين (29). مثلا بعض الفاكهة مثل التفاح والكمثرى والمشمش والخوخ لا تتأثر بالمعاملات بالاكسين (141). مع هذا فان الجبرلين يسبب تكوين الثمار بدون القاح فى التفاح والكمثرى والسفرجل (26،76) وكذلك فى المشمش والخوخ والبرقوق (24،103). هناك شك فى أن الجبرلين واشباه الجبرلين المنتجة فى النبات تلعب دوراً مهما فى انتاج الثمار تحت الظروف الطبيعية. هل هذا تأثير مباشر للجبرلين أو تفاعل مع الاكسين المنتج فى النبات إلى حد الآن لم يوضح. المعروف ان البذور الصغيرة المتكونة فى الثمار تحتوى على كمية



شكل 8-19 : إنتاج الفاكهة بدون بذور في التفاح wealthy apple بالمعاملة بالجبرلين.
(After R.M. Klein (ed.) 1961: Plant growth regulation. Ames, Iowa: Iowa State University Press.)

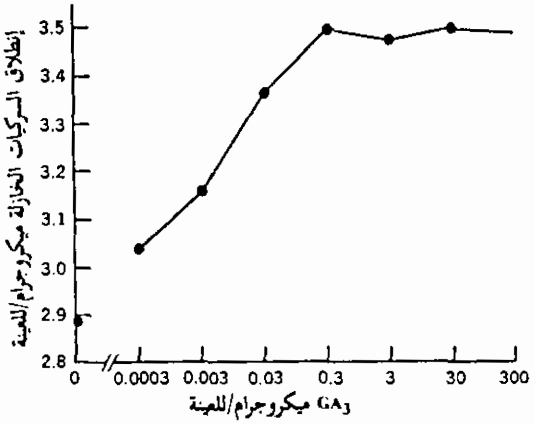
كبيرة من الجبرلين. كلما زاد نضوج البذرة حدث هبوط فى محتواها من الجبرلين. يظهر أن الجبرلين المنتج خلال تكوين البذور ينقل إلى انسجة الثمرة الذى يؤثر فى تكوينها. مقارنة مابين الثمار المنتجة بالمعاملة بالجبرلين والثمار المنتجة طبيعيا بعد الاخصاب فى شكل (8-19).

تحرك المواد الغذائية المخزونة أثناء انبات البـذور Mobilization of storage compounds during germination : يظهر فى قطاع طولى لحبة النجيل الناضجة أن معظمها يتكون من جزئين رئيسيين، الجنين embryo والسويداء endosperm. السويداء تتكون من مجموعة من الخلايا الميتة المملوءة بالنشا تحيطها طبقة من الخلايا الحية تعرف بالأليرون aleurone. الجنين طبعاً يمثل النبات النامى. نمو الجنين اثناء عملية الإنبات تعتمد على تحرك النشا المخزون فى السويداء. المقصود بالتحرك هنا هو تكسير النشا بفعل الانزيم إلى سكريات بسيطة وانتقال هذه السكريات إلى الجنين التى تعطى الطاقة اللازمة للنمو.

كان يعتقد قبل سنة 1958 ان السويداء تلعب دوراً غير فعالا فى عملية الإنبات. وان الجنين هو الذى يعطى الإنزيمات اللازمة لتكسير وتحريك النشا المخزون فى السويداء. مع أن العالم اليابانى يومو Yomo أوضح ان فى وجود الاكسجين سويداء الشعير المنفصلة من الجنين والموضوعة معه فى نفس الدورق يظهر فيها انزيم الأميليز amylase (144). لا يلاحظ نشاط لانزيم الاميليز فى الدوارق المحتوية على الجنين أو السويداء منفصلة. من هذه التجربة استخلص يومو أن نشاط انزيم الاميليز فى السويداء يتحكم فيه عامل غير معروف ينتج فى الجنين. يومو (145،146) وبالج Paleg (93،94) فى بحوث منفصلة أوضحا ان هذا العامل الغير معروف هو الجبرلين (شكل 9-19). الباحثان

شكل 9-19 : أنصاف حبوب الشعير المعقمة عوامل أسطحها بـ0.5 سم^3 ماء (الشمال) و 1 جزأ بالمليون جبرلين (الوسط) و100 جزأ بالمليون جبرلين (اليمين). الصورة أخذت بعد 48 ساعة من معاملة الحبوب. لاحظ هضم النشأ فى الحبتين المعاملتين بالجبرلين. (Courtesy of J.E. Varner, Michigan State University.)

اوضحا ان الجبرلين المعطى من الخارج يزيد من نشاط انزيم الاميليز فى سويداء الشعير المنفصلة. والأهم من هذا ان بالج (93،94،96) إستطاع ان يوضح ان انزيم α،β أميليز واحتمال انزيم R موجودة فى السويداء المعاملة بالجبرلين.



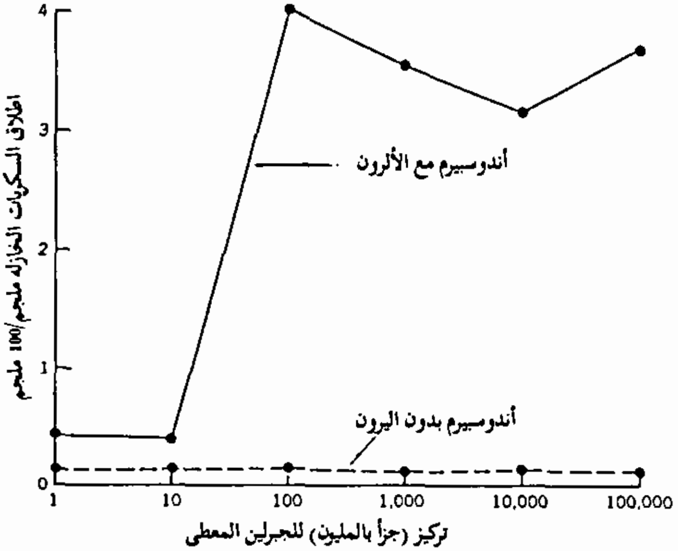
شكل 10-19 : تسبب الجبرلين في تكسير النشأ فى أنسجة الأندوسبيرم المعاملة لمدّة 24 ساعة.

(Reproduced from data of L.G. Paleg and B. G. Coombe. 1967. Plant Physiol. 42:445.)

تكسير نشا السويداء تحت تأثير الجبرلين فى حبوب الشعير المنفصل منها الجنين ممكن ملاحظته فى شكل (19-10).

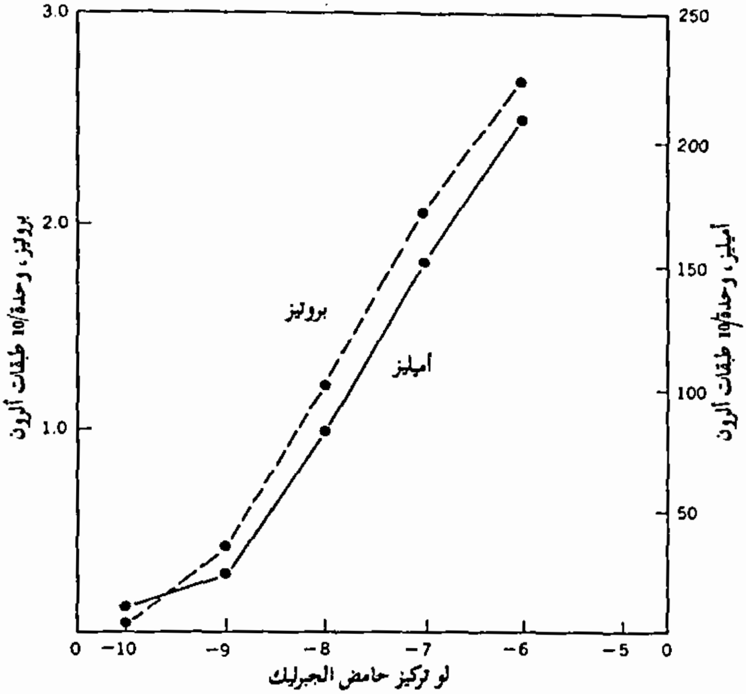
لقد فسرت هذه الظاهرة مباشرة بأن طبقة الأليرون فى السويداء هى الحساسة للجبرلين. كما يوضح شكل (19-11) أن إزالة طبقة الاليرون تجعل السويداء تقريبا كليا غير حساسة لمعاملة الجبرلين (78). بعدها أوضح أن معاملة طبقة الاليرون المنفصل بالجبرلين (شكل 19-12) يمكن أن يسبب إطلاق انزيم الاميليز والبروتينيز (10، 95، 135). أخيراً باستعمال الميكروسكوب الالكترونى تم توضيح ان معاملة طبقة الاليرون بالجبرلين له تأثير كبير على خلايا الانسجة (52). التغيرات تحدث خصوصا بوضوح فى طبقة الاليرون للحبوب وغشاءها.

تنشيط الانزيم فى السويداء بالمعاملة بالجبرلين يقودنا إلى الاعتقاد بأن المهمة الاولى لمنظم النمو هذا يمكن ان تكون كما هى فى الاكسين على مستوى المورثات genes. فى الحقيقة لقد اوضح ان على الاقل إثنين من الانزيمات (α أميليز والبروتيز) تظهر بالمعاملة بالجبرلين من التخليق (36، 53)



شكل 19-11 : تأثير الجبرلين (GA_3) على تكسير النشأ في أنسجة الأندوسبرم مع طبقة الألرون. والأندوسبيرم بدون طبقة الألرون.

(Redrawn from J. van Overbeek. 1966. Science 152:721; data of A.M. MacLeod and A.S. Millar. 1962. J. Inst. Brewing 68:322.)



شكل 12-19 : إطلاق الأمليز والبروتيز من طبقات الألرون إستجابة لتركيزات مختلفة من حامض الجبرليك.

(After J. V. Jacobsen and J.E. Varner. 1967. Plant Physiol. 42:1596.)

de-novo. هذا بالتأكيد يبين مشاركة الحامض الامينى RNA الجديد المتكون نتيجة تنشيط DNA خلال اطلاق مورث أو أكثر. فى الحقيقة المركبات التى تثبط تكوين RNA 8 أزجوانين 8- azaguanine وأكتينومايسين actinomycin D D والمركبات التى تثبط تكوين البروفين سيكلوهكسمايد cycloheximide والبيورمايسين puromycin تثبط تكوين الجبرلين للإنزيمات فى طبقات الاليرون فى الشعير. تعطى دفعاً لهذه النظرية (22،21). أبسط تفسير هو أن المورث الخاص بتكوين الانزيمات α اميليز والبروتيز يكبح قبل عملية إنبات البذور. فى بداية الإنبات مؤثر هو الجبرلين يطلق المورث من الجنين وينتقل إلى طبقة الاليرون. عندما يصل هناك يسبب إطلاق المورث الذى يتحكم فى تكوين α أميليز والبروتيز. الحامض نووى DNA ينشط باطلاق المورث وينتج حامض نووىRNA جديد الذى بدوره ينتج بروتين جديد. لإثبات هذه النظرية، إيفنز

وفارنر Evins and Varner (34) وجدا زيادة فى تكوين الريبوسومات المتعددة polyribosome وزيادة فى تكوين الريبوسومات ribosomes والخيوط الاندوبلازمية *endoplasmic reticular* من ساعتين إلى اربعة ساعات من المعاملة بالجبرلين لطبقة الأليرون المنفصلة. زيادة على هذا لقد اثبت أن الريبوسومات المتعددة المتكونة جديداً هى التى تسبب تخليق على الاقل بعض الانزيمات المتكونة (مثل α أميليز) فى طبقة الاليرون (33).

الجدير بالاهتمام أنه يلاحظ هنا ان زيادة على مثبطات تكوين الحامض الامينى RNA والبروتين، مثبط النمو الطبيعى حامض الابسيزيك ABA كذلك يثبط تأثير الجبرلين فى تخليق الانزيمات فى طبقة الاليرون للشعير (11، 20، 21، 22، 35). تأثير حامض الابسيزيك فى هذا المجال هو شبيه لتأثير 8 أزقوانين المثبط لتكوين الحامض النووى RNA.

كذلك يظهر ان الجبرلين يستطيع تأخير الشيخوخة فى الأوراق فى بعض أنواع النباتات هذا التأثير له علاقة بقدرة الجبرلين فى تخليق الحامض النووى RNA والبرونين الجديدين. تأثير الجبرلين على الشيخوخة فى الاوراق يمكن ملاحظته بسهولة باجراء تجربة فى المعمل بمقارنة بقاء اليخضور فى اقراص من اوراق النبات الطافية على محلول الجبرلين ومقارنتها مع تلك الطافية على الماء. الاقراص الطافية على محلول الجبرلين تحتفظ باليخضور لمدة أطول من الوقت. اصفرار الاوراق هى أول علامة منظورة للشيخوخة وهى مصحوبة بنقصان فى القدرة على تكوين الحامض النووى RNA والبروتين.

تداخل الجبرلين والاكسين Gibberellin and auxin interaction

لقد رأينا ان الجبرلين يؤثر فى كثير من مجالات نمو النبات التى يؤثر فيها الاكسين (مثلا إطالة الخلايا وتكوين الثمار والتزهير الخ)، السؤال يبرز هل تأثير الجبرلين يحدث خلال الاكسين؟. وهو هل الجبرلين يزيد من تكوين، او إنتقال أو تأثير أو إخمال الأكسين فى النبات؟ إجابة هذا السؤال ممكن ايجادها فى

دراسة تأثير الجبرلين على نبات البازلاء القصير (92). معاملة النبات الكامل بالجبرلين تسبب زيادة كبيرة فى طول السلاميات. بالعكس المعاملة بالاكسين ليس لها تأثير. عندما تقطع السلاميات من النبات وتوضع في محلول buffer solution فإن تأثرها بالجبرلين أو الأكسين كل على حدة بسيط جداً. مع هذا زيادة كبيرة فى اطوال السلاميات المفصولة من النبات تحدث عندما توضع في محلول من الجبرلين والاكسين معاً. هذه الدراسة تقودنا إلى الاعتقاد بان تأثير الجبرلين معتمد على الاكسين.

السلاميات المفصولة من القمة المرستيمية التى تعطيها احتياجها من الاكسين، ولكن زيادة الاكسين إلى المحلول يحل محل ذلك النقص. زيادة على هذا النباتات المفصولة القمم النامية منها لا يؤثر فيها حامض الجبرلين (3).

مع أن هناك عدة بحوث توضح ان الجبرلين والاكسين تختلف عن بعضهما (جدول 19-2) وأنهما يؤثران باستقلالية عن بعضهما. مثلا قطع من ساق البازلاء النلمية فى الظلام يؤثر فيها الجبرلين والاكسين عندما تعامل بهما كل على حده. عندما تعطى مع بعضهما تأثيرهما يكون أكثر (56،102). هذا يدل على أن تأثيرهما مستقل كل عن الآخر. فى الحقيقة أن هلمان وبرفز Hillman and (50) Purves وجدا أن حامض الجبرليك يستطيع زيادة نمو قطع ساق البازلاء فى وجود كميات مثبطة من الأكسين، مرة أخرى هذا يدل على استقلالية تأثيرهما. أخيراً الجبرلين الذى يسبب تحرك الكربوايرادات المخزونة فى سويداء الشعير لا يحتاج إلى وجود الاكسين (23).

جدول 19-2: بعض نشاطات الجبرلين والأكسين المختلفة.

المعاملة	الأكسين	الجبرلين
الشوفان	+	−
ساق البازلاء المشقوق	+	−
حركة الورقة فى الطماطم	+	−
تكوين نسيج الكالس	+	−
تثبيط نمو البراعم	+	−
تكوين الجذور	+	−

After J, Kato. 1953. Mem. Coll. Univ. Kyoto B 20:189; and 1958. physiol. Plant. 11:10.

المثبطات المنافسة لنشاط الاكسين (مضادات الاكسين) antiauxins وجدت أنها لا تنافس الجبرلين فى زيادة نمو قطع ساق البازلاء (56). هنا زيادة تركيز الجبرلين لا يبطل التأثير المثبط لمضادات الاكسين.

كثيراً من الباحثين يعتقدون أن الجبرلين يمكن له التأثير على الانزيم اكسين أكسديز IAA oxidase نتيجة ذلك أن الاكسين يبقى في انسجة النبات. بهذه الطريقة يمكن زيادة كمية الاكسين فى النبات بسبب تأثير الجبرلين على الانزيم أكسين أكسديز. لاثبات هذه النظرية جالستون ومكون Galston and (41) McCune وجدا ان المعاملة بالجبرلين لنبات البازلاء القصير ونبات الذرة أنقص من نشاط البركسيديز فى النباتين. هذا يمكن ان يكون التأثير الذى يحمى الاكسين من الاكسدة. فى فصل سابق ناقشنا ضرورة وجود انزيم البركسيدير من مكونات النظام الانزيمى للاكسين. مع ذلك مالاحظاه هلمان وبرفز (50) أن الجبرلين يزيد من إطالة قطع ساق البازلاء النامية فى الظلام فى وجود كميات مثبطة من الاكسين يظهر انها تتعارض مع أى اقتراح بان الجبرلين يؤثر بأنه يحمى الاكسين فى النبات. أهمية كبيرة يمكن ان تعطى الى مجموعة البحوث التى تدل على ان الجبرلين فى الحقيقة يزيد من تكوين الاكسين، تركيز الاكسين يزداد فى نباتى البازلاء وعباد الشمس مباشرة بعد المعاملة بالجبرلين (61) والاكثر أهمية ان الجبرلين يمكن ان يزيد من تحول الحامض الامينى تريبتوفان tryptophan إلى أكسين (IAA) (62). فالدوفيناس Valdovinos ومساعدوه أوضحوا أن ثانى أكسيد الكربون المشع $^{14}CO_2$ الذى يتصاعد من التربتوفان -1^{-14} المشع فى المستحضر الذى لا يحتوى خلايا من القمم النامية لسيقان الكوليوس coleus وعباد الشمس يزيد إذا سبق ان عوملت هذه القمم بالجبرلين (132، 133). تحويل ثانى اكسيد الكربون من التربتوفان هى الخطوة الاولى فى تحول الحامض الامينى إلى أكسين (انظر شكل 17-26).

يظهر من المناقشة السابقة ان الجبرلين والاكسين يعملان منفصلان ومع بعضهما تعتمد على نوع النبات والظروف التى ينمو فيها النبات وكذلك نوع التأثير. الدراسة لإثبات أن الجبرلين والاكسين تتعاملان مع بعضهما لا زالت بعيدة عن إتخاذ القرار. لا زال عمل كثير يجب ان يتم فى مجال تنظيم نمو النبات.

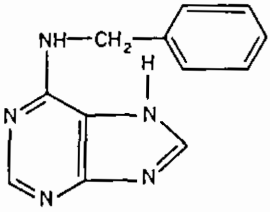
الكاينتين والسيتوكينينز Kinetin and the cytokinins

قبل هذا كنا نناقش هرمونات النمو، طبيعية وصناعية. التى مهمتها الاولى زيادة إطالة الخلايا. لقد ذكرنا ان الاكسين والجبرلين يزيدان فى عدد الخلايا تحت ظروف معينة. ولكن هذا إستثناء وليس قانون. منظم النمو الوحيد الذى تكلمنا عليه والذى يسبب أنقسام الخلايا هو حامض الترومـاتك traumatic acid (هرمون الجروح). إلى جانب حامض التروماتك يوجد فى النبات عدة مركبات تسبب أولا انقسام الخلايا. مثلا لبن جوز الهنـد coconut milk وجـد أنـه نشط جدا فى تسبب إنقسام الخلايا بواسطة العالم فان أوفربيـك Van overbeek ومـن معه (134). هذا الاكتشاف وجد بعد ذلك اثباتـات بعـدة بحـوث علـى أنسجـة مختلفة من النبات كلها اثبتت أن لبن جوز الهند مسبب نشط فى زيادة انقسام الخلايا (4،17،90).

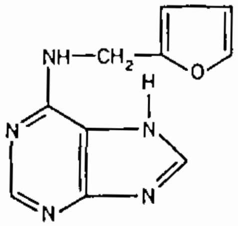
أعظـم اكتشـاف في البحـث عـن المركبـات التي تسبـب انقســام الخـلايـا هو معرفة الكاينتين kinetin (6، فيورفيوريل أمينوبيورين)، وقد فصله ملر Miller ومن معه سنة 1955 من الحمض الامينى DNA للخميرة (84). الواقع ان الكاينين يتكون من ديوكسى أدينوسين deoxyadenosine الذى ينتج من تحلل الحـمض الامينى DNA (47) ولكنـه لا يعتبـر ناتجـا طبيعيـا فى النبـات. مع ذلك دراسات حديثـة (121،123) تقتـرح ان كميـات فسيولوجيـة مؤثـرة من الكاينتيـن ممكـن وجودها فى خلايا النبات، وخاصة فى خلايا انسجة النبات المجروحة.

بعد اكتشاف الكاينتين عدة مركبات مشابهة له فى تسبب إنقسام الخلايا ثم تركيبها فى المعامل. فى سبيل وضع هذه المركبات فى مجموعة واحـدة فقـد إطلق عليها السيتوكينين*، واصبح هذا الاسم يضم جميع المركبـات التـى لهـا نشاط بيولوجى شبيه بالكاينتين (124). الكاينتين وثلاثة مركبات مشابه للكاينتين، كلها نشطة فى تسبب إنقسام الخلايا موضحة فى شكل (19-13).

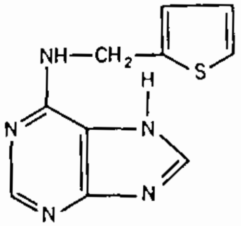
* فى البداية كلمة الكاينتين أطلقت على المركبات المشابهة للكاينثين. مع ذلك هذه الكلمة يمكن أن تمزج مع كلمة ألكينينز التى تطلق على مجموعة من المركبـات مختلفـة تماماً ولهـا تأثيـر فسيولوجـي علـى الحيوان. ولتجنب هذا المزج أصبحت الآن المركبات المشابهة للكاينثين تعرف بالسيتوكينيز.



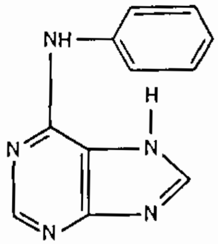
6-Benzylaminopurine



Kinetin (6-furfurylaminopurine)



6-(2-Thenylamino) purine

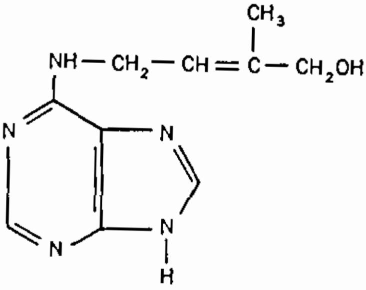


6-Phenylaminopurine

شكل 13-19 : التركيب الكيميائي للكانيتين وثلاثة مشابهاته. المركبات الأربعة نشطة فى زيادة إنقسام الخلايا.

كما هو متوقع السيتوكينينز منتشرة كثيراً فى النبات. مواد لها نشاط سيتوكينينى استخلصت من عدة انواع من النباتات الراقية، وفى معظم الاحيان أنسجة النبات نشطة الانقسام هى احسن مصدر لهذه المواد (70). السيتوكينينز وجدت كذلك فى الكائنات الدقيقة. مع أن معظم النباتات إذا لم تكن كلها تحتوى على السيتوكينيز فلقد مرت حوالى عشرة سنوات بعد اكتشاف الكاينتين قبل أن يعرف التركيب الكيميائى وخواص هذا السيتوكينين الطبيعى.

ملر Miller (82) استطاع ان يستخلص وينقى سيتوكينين من بذور الذرة الغير ناضجة. المحاولات لبلورة ومعرفة خواص هذا المركب لم تكن ناجحة. مع ذلك لتهام Letham (70'68) استخلص بنجاح فى صورة بلورات نقية سيتوكينين من الذرة السكرية. هذا السيتوكينين الطبيعى سمى زيتين zeatin 6 (4 هيدروكسيل 3 ميثايل ترانس 2 بيوتينيل أمينو) بيورين. بعدها فى دراسة مشتركة لتهام وملر (71) استطاعا فصل فى شكل بلورات السيتوكينين الذى اكتشفه ملر سابقا (فى حالة غير بلورية) من بذور الذرة الغير ناضجة. لقد أثبت



زيتين

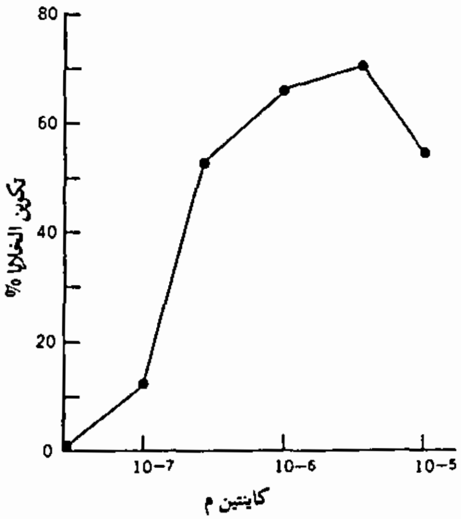
ان هذا السيتوكينين هو زيتين. بتجربة السيتوكينين على انسجة جذور الجزر ومزرعة كالس فول الصويا اثبت ان الزيتين اكثر نشاطا من الكاينتين (70).

دراسة مؤخراً (31، 32، 113، 137) تقترح ان هناك عدة سيتوكينينز تحدث طبيعيا، جدول 19-3 يحتوى على ثمانية عشرة التى توجد طبيعيا، ويشرح التركيب لكل واحد ومصدره البيولوجى الذى استخلص منه. يلاحظ ان ثلاثة عشرة من ثمانية عشرة فى الجدول تم فصلها من نباتات راقية.

التأثيرات الفسيولوجية Physiological effects

بعد اكتشاف الكاينتين بمدة قصيرة نشرت بحوث كثيرة تصف تأثيره على مختلف ظواهر النمو فى النبات. معظم هذه البحوث كانت على قدرة الكاينتين بصورة مباشرة أو غير مباشرة فى تسببه إنقسام واتساع الخلايا. سنناقش تأثير الكاينتين على إنقسام الخلايا وإتساع الخلايا وعلاقة تكوين الجذور بالنمو وعلاقة تكوين الفروع بالنمو وانهاء حالة السبات فى البذور.

إنقسام الخلايا Cell division : أول تأثير ملاحظ للكاينتين كان زيادة انقسام الخلايا (83، 122). فى مزرعة نخاع نبات الدخان الذى أستعمله معظم البحاث، يلاحظ أن زيادة الاكسين للكاينتين ضروريا لإستمرارية النمو. مع ذلك لو أستعمل أحد هذين المنظمين للنمو لوحده لم يحدث إلا تأثيراً قليلا، هذا التأثير غير مستمر وينتهى فى مدة قصيرة نسبيا. لقد أقترح أن التأثير القليل الذى يسببه الكاينتين أو الاكسين المستعملين كل لوحده على مزرعة نخاع نبات الدخان



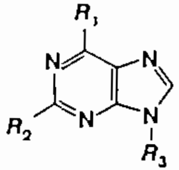
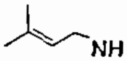
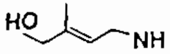
شكل 14-19 : تأثير الكاينتين فى زيادة انقسام الخلايا فى مزرعة أنسجة نخاع التبغ. وسط المزرعة يحتوى على 2 مجم/لتر أكسين (IAA).
(After F. Skoog and C.O. Miller. 1957. In Biological action of growth substances. Symp. Soc. Exptl. Biol. 11,18.)

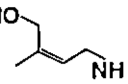
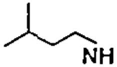
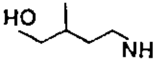
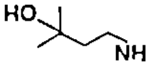
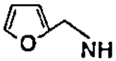
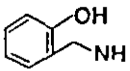
سببه هو انتاج النبات لكميات قليلة جداً من المواد المشابهة للكاينتين والاكسين. لذلك عندما يعطى النبات الكاينين والاكسين معاً تركيزات ونسب مناسبة، النتائج كانت مذهلة ونمو مزرعة الخلايا يمكن ان تستمر بدون توقف. خاصية تسبب إنقسام الخلايا هذه هى من مميزات كل السيتوكينينز. قدرة الكاينتين فى وجود الاكسين فى زيادة انقسام الخلايا موضحة فى شكل 19-14.

فى سبيل حدوث إنقسام الخلايا بطريقة متتالية (تكوين الحمض الامينى DNA، الانقسام الغير مباشر للخلايا وإنقسام السيتوبلازم) يجب حدوثها.

هل يوجد تأثير خاص منفصل للأكسين أو السيتوكينين على أى خطوة من هذه الخطوات المتتالية؟ الاجابة فى الواقع هى نعم. داس Das ومن معه (25) وجدوا ان كل من الاكسين والسيتوكينين عندما تستعمل منفصلة تزيد من تكوين DNA فى مزرعة خلايا نخاع نبات الدخان. البحاث المذكورون أعلاه وجدوا أن منظمى النمو الآتنين لازمين لانقسام الخلية الغير مباشر، مع ذلك الاكسين يبدو أنه مسيطر فى هذه الخطوة. زيادة على ذلك فقد أقترحوا أن عند وجود أحد الكاينتين أو الاكسين فى تركيزات عالية فان الآخر يصبح بامكانة التحكم على الاقل فى خطوة من الخطوات الثلاثة اللازمة لإنقسام الخلايا. اخيراً فى بحوث أخرى التى يظهر فيها مساندة لهذا النمط من المسببات لقد اجمعوا أن

جدول 3-19 : الأسماء الكيميائية والأسماء المختصرة والتركيب الكيميائى ومصدر ثمانية عشرة سيتوكينين ينتج طبيعياً .

المصدر	التركيب			المادة			
الاسم الكيميائى والاسم المختصر				حيوان	نبات راقى	فطر	بكتريا
	R_3	R_2	R_1				
6- (3 مثايل -2- بيوتينيل أمينو) بيورين	H	H		?	+	+	+
6 (3- مثايل -2- بيوتنيل أمينو) 9-β-D ريبوفيورانو سلبيورين	Rib*	H	"	+	+	+	+
6 (3 مثايل -2- بيوتنيل أمينو) 2 ميثيل تايوبيورين	H	H_3CS	"		?		?
6 (3 مثايل -2- بيوتنيل امينو) 2 ميثيلثايو 9 β D ريبوبيورانو سلبيورين	Rib	H_3CS	"		+		+
6- (4- هيدروكس -3- مثايل – ترانس 2 بيوتنيل امينو) بيورمين؛ زيثين	H	H			+	+	
6- (4- هيدروكس -3- مثايل – ترانس 2 بيوتنيل أمينو) 9 β D ريبو نيورانوسيل بيورين؛ ريبوسيل زيتين	Rib	H	"		+	+	
6- (4- هيدروكس -3- مثايل – ترانس 2 بيوتنيل أمينو) -2- مثال ثايو بيورمين MS زيتين	H	H_3CS	"		?		
6- (4- هيدروكس -3- مثايل – ترانس 2 بيوتنيل أمينو) -2- مثال ثايو 9 β D ريبو فيورانو سيلبيورين MS ريبوسيلزيتين	Rib	H_3CS	"		+		

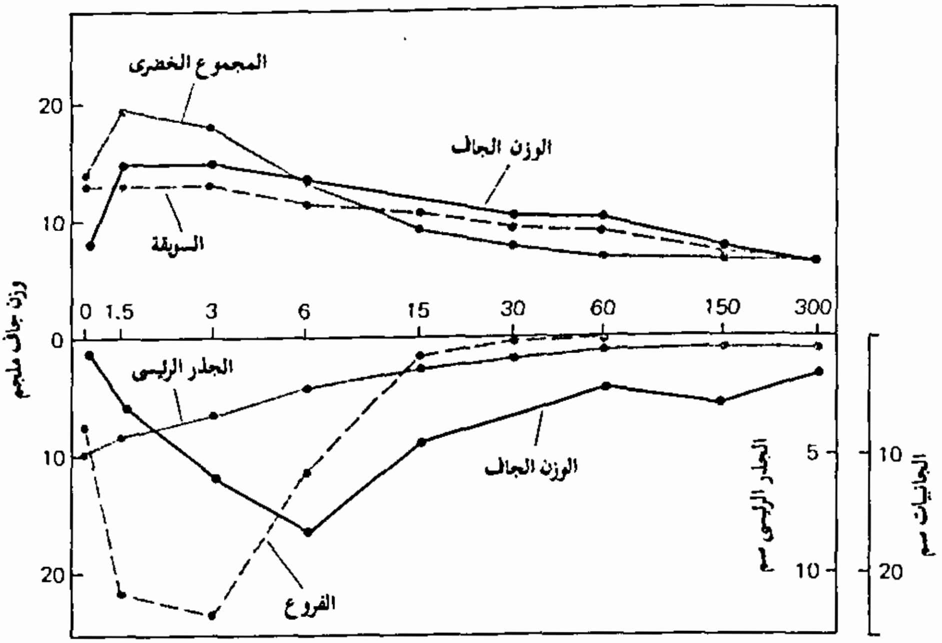
6- (4- هيدروكس-3- مثايل – سس 2 بيوتنيل أمينو) بيورين؛ سس زيثين	H	H			?		+
6- (4- هيدروكس-3- مثايل – سس 2 بيوتنيل أمينو) 2 Dβ ريوفيورانو سيل بورين؛ ريوسيل سس زيثين	Rib	H	"		+?	+?	
6- (4- هيدروكس-3- مثايل – سس 2 بيوتانيل أمينو) 2 متالتايو 9 β D ريوفيورانوسيل بيورين MS ريوسيل سس زيثين	Rib	H_3CS	"		+	+?	
6- (3- مثايل بيوتيل أمينو) بيورين	H	H			+?		
6- (4- هيدروكس-3- مثايل – بيوتيل أمينو) بيورين؛ وايهيدروزيتين	H	H			+		
6- (4- هيدروكس-3- مثايل بيوتيل أمينو) Dβ9 ريوفيوراسيل بيورين؛ ريوسيل داهيدروزيتين	Rib	H	"		+		
6- (3- هيدروكس-3- مثايل بيوتنيل أمينو) بيورين	H	H		?	+	?	?
6- (3- هيدروكس-3- مثايل بيوتيل أمينو) Dβ9 ريوفيورانوسيل بيورين	Rib	H	"	?	?	?	?
6- فيورفيوريل أمينوبيورين؛ ثاينتين	H	H		?	?	?	?
6- (2- هيدروكسيل بنزيل أمينو) بيورين	H	H			+		

السيتوكينين هو الذى يسبب إنقسام السيتوبلازم (38،116). هنا مرة أخرى وكما اسلفنا فى مناقشة الجبرلين والاكسين فقد واجهتنا أهمية الاتزان مابين منظمات النمو فى نمو النبات وتطوره.

كيف السيتوكينين يسبب إنقسام الخلايا؟ سؤال لم يحصل على اجابة إلى حد الآن. شطر الأدنين adenine فى جزيء السيتوكينين ضروريا لهذه الظاهرة. بدائل عديدة فى السلسلة الجانبية ممكنة. استرنج Strong (125) اقترح ان السلسلة الجانبية ممكن ان تسبب تغير فى بعض الخواص الطبيعية (مثل الإذابة) وهذا يؤثر فى قدرة منظم النمو فى تسبب إنقسام الخلايا.

إتساع الخلايا Cell enlargement : ليس فقط السيتوكينينيات تزيد من انقسام الخلايا، ولكنها كذلك تزيد من اتساع الخلايا، تأثير مرتبط دائما بالاكسين والجبرلين. معاملة اقراص اوراق نبات الفاصولياء النامية فى الظلام بالكاينتين يسبب زيادة كبيرة فى اتساع الخلايا (81،101). تأثير الكاينتين هذا يمكن حدوثه فى غياب الاكسين، توسع الخلايا يحدث كذلك فى مزرعة نخاع نبات الدخان بعد معاملته بالجبرلين (43) وفى جذور نبات الدخان (2) وفى انسجة نبات الخرشوف artichoke المقطوعة (1). زيادة إتساع الخلايا يمكن حدوثه باستعمال سيتوكينين آخر غير الكاينتين (70). حيث تم توضيح نشاط السيتوكينين فى اتساع الخلايا، لا يجب أن يحسب السيتوكينين فقط كعامل لانقسام الخلايا.

تكوين الجذور والنمو Root initiation and growth : مع أن بحوث محدودة قد أجريت على تأثير السيتوكينين على المجموع الجذرى، تدل نتائجها أن السيتوكينين قادر على زيادة وتثبيط تكوين الجذور وتطورها. كاينتين فى وجود كاسين هيدرليزيت casein hydrolysate والأكسين تزيد من تكوين الجذور وتطورها فى كالس من ساق نبات الدخان (122). زيادة الوزن الجاف وزيادة فى إطالة الجذور لبادرات نبات الترمس lupin بالمعاملة بالكاينتين إكتشفه فرايس Fries (40). هذا موضح فى شكل 19-15 من الممكن ملاحظة ان كل تركيزات



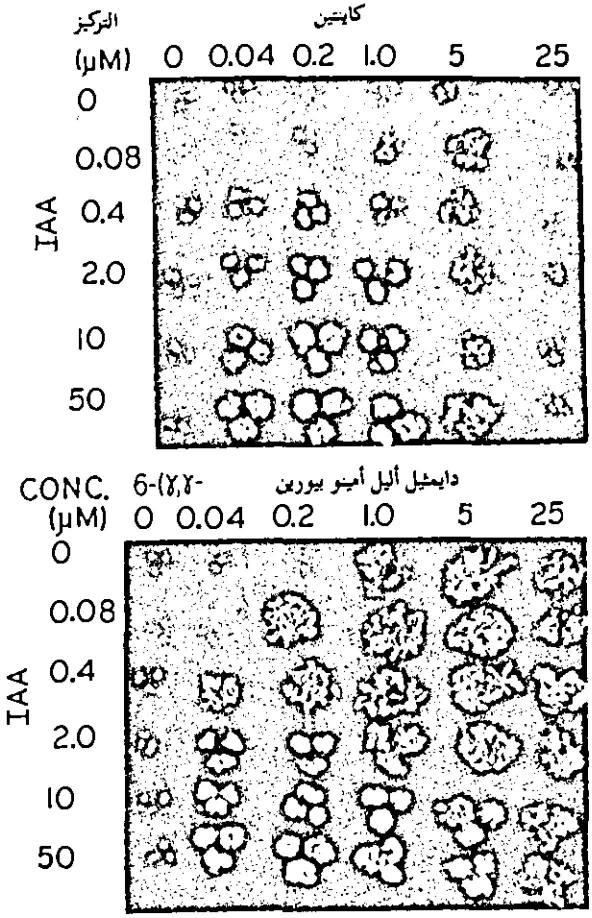
شكل 15-19 : تأثير الكاينتين (K) على نمو بادرات الترمس lupin الكاملة. الرسم مقسم، الجزء السفلى يمثل نمو الجذر الرئيسى والفروع الجانبية والجزأ العلوى يمثل نمو السويقة الفوق فلقية والمجموع الخضرى. لاحظ أن خط الوسط فى الرسم يعطى كمية الكاينتين المستعمل التركيز وزن جزيئى $\times 10^{-7}$.

(After N. Fries. 1960. Physiol. Plantarum 13:468.)

الكاينتين تزيد من الوزن الجاف للجذور ولو أن التركيزات العالية تثبط الزيادة فى الطول للجذور.

فى قطع من جذر نبات البازلاء، تكوين الجذور العرضية تزيد قليلا باستعمال تركيزات منخفضة من الكاينتين (5×10^{-8} M). مع أن فى التركيزات العالية الكاينتين مثبط (131). هناك ما يثبت أن هناك تداخل مابين السيتوكينين والاكسين فى التأثير على مركز تكوين الجذور الفرعية. بونت وتورى (7) Bonnett and Torrey مثلا اوضحا أن المعاملة بتركيزات مختلفة من الاكسين والسيتوكينين فى الجهة المعاكسة لقطع الجذور من نبات اللبلاب convolvolus يمكنها تغيير مكان نشوء الجذور العرضية.

تكوين الافرع والنمو Shoot initiation and growth : فى بحث قيم باستعمال مزرعة



شكل 16-19 : تداخل الأكسين والسيتوكينين فى تنظيم النمو وتكوين الأعضاء فى مزرعة نسيج التبغ. الصورة العليا توضح تداخل الأكسين والكاينتين والصورة السفلى توضح الأكسين والدايمثيل أليل أمينو بيورين. لاحظ أن نسبة السيتوكينين إلى الأكسين تعين إتجاه التطور.

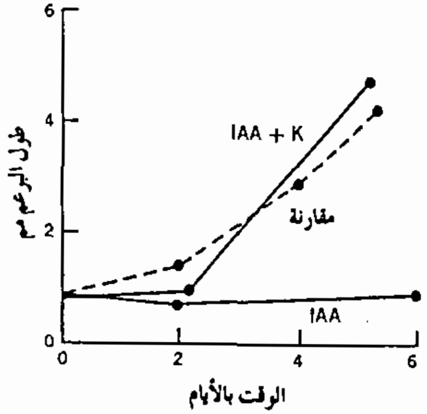
(After F. Skoog et al. 1967. Phytochem. 6:1169)

من كالس نبات الدخان والكاينتين، وجد أن أنسجة الكالس ممكن الإحتفاظ بها فى حالة غير تمايز عندما يكون نسبة الكاينتين للأكسين نسبة مناسبة. مع ذلك اذا كان نسبة الكاينتين للأكسين زادت بزيادة كمية الكاينتين أو استعمال كمية أقل من الاكسين فإن فروع واوراق تتكون على الكلاس. تورى Torrey (130) لاحظ ان الكاينتين يسبب فى تكوين منشآت البراعم على قطع من الجذر لنبات اللبلاب، هذا التأثير يكون اكبر عندما توضع قطع الجذر فى الظلام.

بادرات نبات الفول البالغة من العمر خمسة أيام لو غمرت فى محلول الكاينتين وسمح لها بالنمو لمدة 46 ساعة فان الوزن الطازج للسويقة الفوق فلقية

يزيد، ويزيد نمو الاوراق، وتزيد إطالة الساق واعناق الاوراق (81). فى دراسات لسكوج ومن معه Skoog et-al (119) تداخل الاكسين والسيتوكينين فى تنظيم النمو وتكوين الاعضاء فى مزرعة كالس نبات الدخان موضح بصورة جيدة فى شكل (16-19) لاحظ فى شكل (16-19) أن السيتوكينين الطبيعى 6 (Y،Y دايمتال اليمينو) بيورين 6 (y،y- dimethylallyamino) purine له نشاط اكبر من الكاينتين. هذا السيتوكينين الطبيعى وجد فى تركيب الحمض الامينى SRNA فى الخميرة (46) وفى الذرة والبازلاء والسبانخ (45). هناك عدة توضيحات لزيادة السيتوكينين فى تكوين الأغصان ونموها. مع ذلك البحوث السابقة يمكن لها توضيح نشاط السيتوكينين فى تكوين وتطور الجزأ الهوائى من النبات.

إنهاء ظاهرة السكون Breaking of dormancy : سابقا شرحنا السيادة الطرفية وتثبيط نمو البراعم الإبطية نتيجة الأكسين المنطلق منْ البرعم الطرفي. الصورة المتحكمة فى هذه الظاهرة غير واضحة ويمكن أن تشارك فيها عوامل أخرى غير الاكسين، التي يمكن ان تتفاعل مع الاكسين. هذا ما اقترحه ويكسون وثايمان Wickson and Thimann (140) فى بحث تفاعل الاكسين والكاينتين في السيادة الطرفية. وجدا أن نمو البراعم الإبطية فى مزرعة قطع ساق البازلاء في محاليل تحتوى على الأكسين يتأخر كما هو متوقع. نمو البراعم الإبطية على قطع الساق فى محلول غذائى لا يحتوى على الاكسين من الطبيعى أنه لا يتأخر.

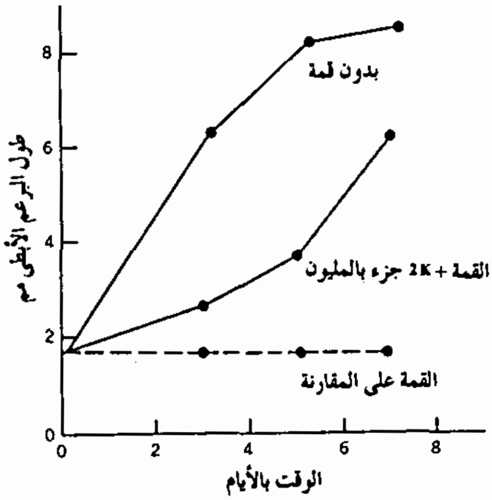


شكل 17-19 : تأثير تداخل الأكسين والكاينين على نمو البراعم فى قطع ساق البازلاء var. Alaska . لاحظ تثبيط الأكسين يتغلب عليه الكاينتين K . التركيزات المستعملة 1 جزء بالمليون أكسين و4 جزأ بالمليون كاينتين.
(After M. Wickson and K.V. Thimann. 1958. Physiol. Planatarum 11:62.)

مع ذلك اضافة الكاينتين مع الاكسين تزيد النمو فى هذه البراعم (شكل 19-17). الكاينتين لوحده له تأثير قليل. هذان الباحثان كذلك اوضحا ان تأثير الكاينتين على السيادة الطرفية يمكن ملاحظته فى سيقان كاملة. وهى فى وجود البرعم الطرفى. وجدا كما هو من الدراسة العادية على السيادة الطرفية أن نزع البرعم الطرفى يسبب نمو البراعم الإبطية. وبشكل آخر لو البرعم الطرفي بقى على النبات فان البراعم الإبطية تتوقف تماماً عن النمو. مع ذلك لو غمس فرع النبات باكمله فى محلول الكاينتين فان التأثير المثبط للبرعم الطرفى على البراعم الابطية ينقص بصورة كبيرة (شكل 19-18). زيادة على هذه الدراسة هناك بحوث أخرى توضح التأثير المنشط للنمو فى البراعم الإبطية بالمعاملة بالسيتوكينين (88، 109، 110). يظهر أن السيادة الطرفية يمكن أن تكون متحكم فيها إتزان مابين تركيزات المواد المشابه بالكاينيتن المنتجة فى النبات والاكسين (140).

التأثيرات الفسيولوجية الاخرى Other physiological effects.

الظاهرة المعروفة وهى أن إنبات بذور السلاطة (lactuca sativa) يمكن أن تزيد بالضوء الاحمر وتنقص بالاشعة الفوق حمراء (8). كذلك حساسية نمو أقراص ورقة الفول للمعاملة بالاشعة الحمراء والفوق حمراء، نموها يزيد بالمعاملة



شكل 19-18 : تأثير الكاينين K على سيادة البرعم الطرفى فى البازلاء 2 van Alaska جزء بالمليون كيانيتين يعاكس جزئياً تأثير البرعم الطرفى المثبط على نمو البراعم الابطية.
(After M. Wickson and K.L. thimann. 1958. Physiol. Plantarum 11:62.)

بالضوء الاحمر وينقص بالمعاملة بالضوء الفوق الاحمر (30). فى هذين الحالتين تأثير الكاينتين يشبه المعاملة بالضوء الاحمر (81). الإختلاف واضح فى صورة واحدة وهى ان تأثير الكاينتين المنشط لا يمكن تثبيطه بالمعاملة بالضوء الفوق الاحمر. كما يحدث فى المعاملة بالضوء الاحمر (جدول 19-4 و 19-5).

جدول 19-4 : تأثير الكاينتين والضوء الأحمر والفوق الأحمر على نمو أقراص أوراق الفاصوليا خلال 48 ساعة مدّة النمو[1].

تركيز الكاينتين M	المعاملة بالضوء[2]	الزيادة فى القطر مم
0	لاشيء	1.04 ± 0.04[3]
5 × 10^{-5}	لاشيء	2.48 ± 0.03
0	5 دقائق أحمر	2.58 ± 0.08
0	5 دقائق فوق الأحمر	1.01 ± 0.06
0	5 دقائق أحمر بعد 5 دقائق فوق الأحمر	1.17 ± 0.07
5 × 10^{-5}	5 دقائق فوق الأحمر	2.49 ± 0.08

(1) من C..O. Miller. 1956. Plant Physiol. 31:318 .

(2) المعاملة بالضوء فى بداية التجربة.

(3) عشرة أقراص لكل معاملة.

جدول 19-5 : تأثير الكاينتين والضوء الأحمر والفوق الأحمر على إنبات بذور السلاطة Grand rapids خلال مدة 72 ساعة.[1]

تركيز الكاينين M	المعاملة بالضوء[2]	الانبات %[3]	
		تجربة 1	تجربة 2
0	لاشيء	8	7
5 × 10^{-5}	لاشيء	88	84
0	8 دقائق أحمر	96	96
0	8 دقائق أحمر بعدها 8 دقائق مافوق الأحمر	7	5
5 × 10^{-5}	8 دقائق فوق الأحمر	83	86

(1) من C. O. Miler. 1956. Plant Physiol 31:318

(2) المعاملة بالضوء أعطيت 16 ساعة بعد بداية التجربة.

(3) نسبة الانبات مقربة لأقرب رقم صحيح، من 95 إلى 105 بذرة استعملت فى كل معاملة.

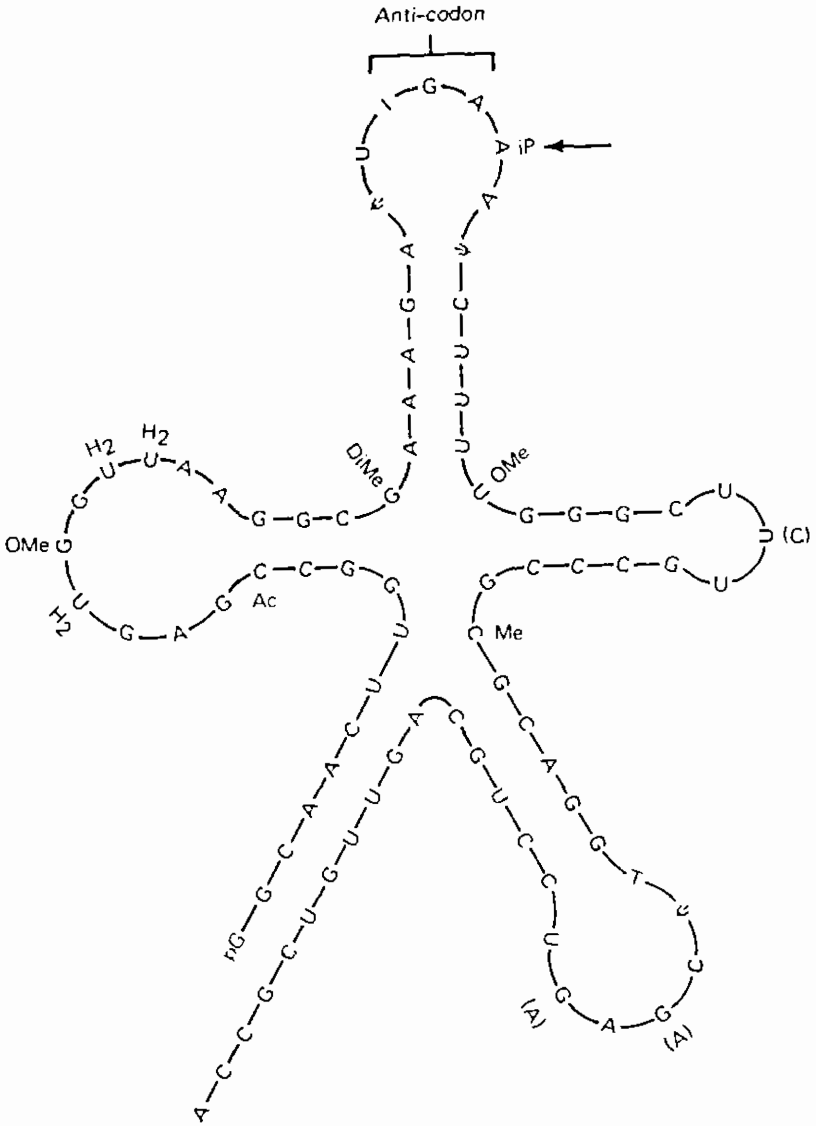
السيتوكينينيات ليس فقط ضرورية لنمو وتطور النباتات الراقية ولكنها تؤثر تأثيراً كبيراً فى نمو بعض الكائنات الدقيقة.

السيتوكينينيات مثلا ممكن أن تؤثر فى نمو الفيروسات (114) والبكتيريا (79) والفطريات (67) والطحالب (98،99). من هذا يتضح ان السيتوكينينيات موجودة كمركب طبيعى فى معظم النباتات الغير متطورة. فى الحقيقة السيتوكينينيات كما ذكرنا قد استخلصت من الطحالب والفطريات والبكتريا (انظر جدول 19-3).

مثل الجبرلين، السيتوكينين يؤخر الشيخوخة فى الاوراق وفى هذا المجال السيتوكينينيات أنشط بكثير من الجبرلين. أقراص الاوراق العائمة على تركيزات مناسبة من السيتوكينين تستطيع أن تحتفظ باليخضور لمدة أطول بكثير بعد ما أصبحت أقراص المقارنة فى شيخوخة كاملة. زيادة على الاحتفاظ باليخضور أقراص الاوراق المعاملة بالسيتوكينين تستطيع ان تحتفظ بمحتواها من البروتين والحامض الامينى RNA. هناك كذلك زيادة فى التمثيل الضوئى وقدره على الاحتفاظ بالمواد الغذائية المتكونة كنتيجة للمعاملة بالسيتوكينين (37). من الملاحظ ان حامض الابسيزيك ABA ينقص من عمر أقراص الاوراق لبعض النباتات. هناك على الاقل فى نبات واحد الطحلب البطى duckweed المعاملة بالبنزيل أدينين benzyladenine أحد السيتوكينينز يستطيع ان يعاكس تأثير حامض الايسيزيك فى تسبب الشيخوخة.

طرق تأثير السيتوكينيز Mode of action of cytokinins

مستحضرات من الحمض الامينى t RNA من مصادر نباتية وحيوانية أظهرت وجود السيتوكينين، من هذا يظهر أن جزأ البيورين فى جزىء السيتوكينين هو من مركبات سلسلة RNA (شكل 19-19). زيادة على هذا السيتوكينين يوجد كجزأ من جزىء t RNA وضعه ملاصق للأنتيكودون anticodon، الذى هى من المحتمل أن تلعب دوراً فى إتصال مركب t RNA بالريبوسوم m RNA أثناء تكوين البروتين. مع أن طرق تأثير السيتوكينين لازالت فى حاجة للتوضيح إحتمال وجود السيتوكينين فى جانب الأنتكودون يمكن بطريقة ما يتحكم فى تكوين البروتين. التحكم بهذه الطريقة يمكن ان يقدم شرح لتأثيرات فسيولوجية



شكل 19-19 : تركيب RNA + يبين موضع الايسوبيثنيل ادينسين IPA ملاصقة للأنتكودون.
(From A.W. Galston and P.J. Davies. 1970. Control mechanisms in plant development. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall.)

كثيرة للسيتوكينين. مع ذلك إتحاد السيتوكينين المعطى من الخارج فى جزىء t RNA لم يعرف بعد؛ إلى أن يعمل هذا أهمية وجود مركب t RNA سيتوكينين فى الطبيعة لا يمكن تقديره.

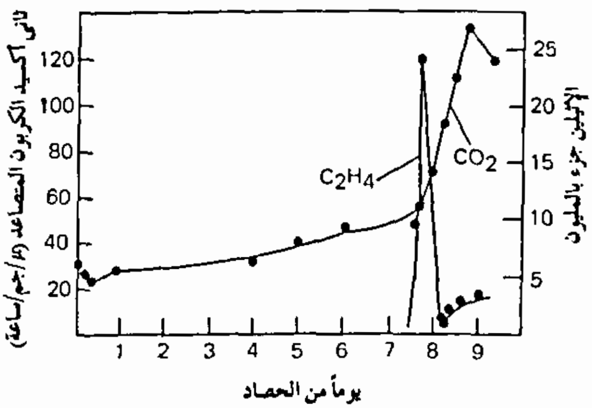
الإيثيلين Ethylene

دراسة فسيولوجية نضوج الثمار هى المسئولة الأولى على أكتشاف والتعرف على الإيثيلين كهرمون مهم لنمو وتطور النبات. بصورة عامة الإيثيلين يختلف عن الهرمونات النباتية الاخرى التى نوقشت فى هذا الكتاب. فى درجات الحرارة العادية الإيثيلين يوجد فى حالة غازية، وبالمقارنة بالجبرلين والاكسين والسيتوكينين وحامض الإيسيزيك التركيب الجزيئى بسيط جداً. مع ذلك مثل الهرمونات النباتية الأخرى كميات قليلة من الإيثيلين يمكن ان تسبب تغيرات مثيرة فى النشاط الفسيولوجى للنبات. كذلك يحتمل أن كثيراً من التأثيرات التى فسرت للاكسين لوحده سببها فى الحقيقة للإيثيلين يعمل لوحده أو منتظما مع الأكسين. فى هذا الجزأ سنناقش تأثير الإيثيلين على نضوج الثمار والتنحية الارضية والسيادة الطرفية.

الإيثيلين ونضوج النبات Ethylene and fruit ripening

فى معظم الثمار معدّل التنفس تزيد زيادة كبيرة ثم تنقص فى نهاية تطورها. هذا الظاهرة سماها كيد و وست 1930 Kidd and West الزيادة الحرجة climactric rise عندما نشرا بحوثهما على طريقة التنفس فى التفاح المخزون (59). المصطلح اختصر الى الكلايمكترك climacteric واستعمل عالميا. الكلايمكترك هو الذى يسبب تلك التغيرات التى تحول بسرعة الفاكهة من غير ناضجة إلى ناضجة (قابلة للاكل).

قبل ان يعرف الإيثيلين كمنتوج طبيعى فى النبات لوحظ باستغراب أن بعض الثمار فى حالة نضوج تتصاعد منها مادة طيارة التى تزيد من سرعة نضوج الثمار الأخرى المخزونة معها. هذه المادة عرفت بسرعة بأنها إيتيلين، هذه المادّة توجد بكميات قليلة جداً فى معظم الثمار. لو قيست كمية الإيثيلين باستمرار فى الفاكهة خلال نضوجها لوجد أن كمية قليلة من الإيثيلين دائما موجودة فى الفاكهة ولكن هناك زيادة حوالى مائة مرة قبل وخلال الكلايمكترك. من الملاحظ كذلك أن الظروف التى تؤخر أو تمنع النضوج مثل التخزين فى



شكل 19-20 : العلاقة بين إنتاج الايثيلين والتنفس خلال ارتفاع النقطة الحرجة climacteric فى الموز.
After S.P. Burg and E.A. Burg. 1965. Bot. Gaz. 126:200)

درجات الحرارة المنخفضة تنقص من كمية انتاج الإيثيلين. أخيراً معاملة الفاكهة الغير ناضجة بالإيثيلين تقدم من الكلايمكترك وتسرع من نضوج الثمار. لهذا قد أثبت أن الإيثيلين هو الهرمون المسبب لنضوج الثمار.

فى بعض الفاكهة انتاج الإيثيلين يوازى الزيادة فى التنفس خلال الكلايمكترك بينما فى ثمار أخرى ينتج الإيثيلين فى بداية الكلايمكترك وينقص عندما تصل سرعة التنفس الحالة القصوى (شكل 19-20). يظهر أن تدفق الإيثيلين الذى يحدث من أنسجة الفاكهة ليس ببساطة كناتج للكلايمكترك بل أنه بسبب عوامل أخرى التى تبدأ ظاهرة النضوج. مع ذلك التغيرات الحيوية التى تحدث خلال النضوج فسرت بنظريتين فى كل منهما الإيثيلين يلعب دورا مهما.

الباحثون الاولون حاولوا تفسير الكلايمكترك فى مقاومة تكوين الاعضاء ونفاذية الأنسجة. ذلك أن التغير فى خواص النفاذية للاغشية التى تفصل الانزيمات والمواد العاملة عليها يحدث خلال الكلايمكترك، وهذا بدوره يمكن أن يؤثر فى التنفس والتغيرات الحيوية الاخرى. دراسة حديثة على تغير نفادية الاغشية قادت إلى إحياء هذه النظرية. مثلا ساكر Sacker (106) وجد أن أنسجة الموز تزيد من إخراج المواد الذائبة قبل بداية الكلايمكترك بـ 44 ساعة وأن أعلا نفادية للأغشية تحدث عندما يصل التنفس منتهاه. كذلك ينج وبيال (147) Young and Biale استخلصا من دراستهما على امتصاص ^{32}P باقراص كمثرى الافوكادو avocado أن الكلايمكترك ينتج من عدم توازن اغشية الخلايا من

الاحتفاظ بخواص نفاذيتها. من هذه المناقشة يتضح أن الإيثيلين يسبب زيادة نفاذية اغشية الأنسجة (77،136)، مع ذلك هناك إحتمال ان تأثير الايثيلين على نفاذية الاغشية يمكن أن تكون غير مباشرة. معاملة بتلات الورد بالايثيلين يزيد من نشاط حامض الابسيزيك (مياك وهالفى Mayak and Halevy 80). كذلك جلنكه Glinka (44) اوضح بدوره ان حامض الابسيزيك غير خواص نفاذية أغشية خلايا جذور عباد الشمس.

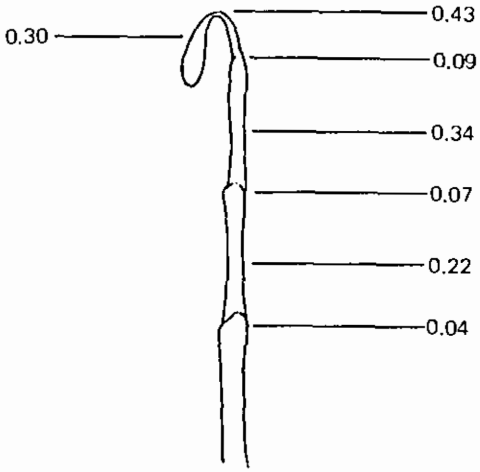
النظرية الاخرى (تسبب تكوين الإنزيمات) تأخذ تأييد من عدة بحوث توضح زيادة فى محتوى البروتين عند الكلايمكترك (39،51). هناك احتمال لتكوين إنزيم جديد لنضوج الثمار خلال الكلايمكترك، وأن نشاط هذه الانزيمات هى السبب فى التغيرات الحيوية المختلفة التى تحدث خلال وبعد الكلايمكترك. فرانكل ومن معه Frenkel et-al (39) أوضحوا أن نضوج الثمار يمكن إيقافه بإيقاف تكوين البروتين بالسيكلوهكسمايد فى بداية وقت الكلايمُكترك. زيادة تكوين البروتين بالمعاملة بالإيثيلين يمكن أن تحدث فى عدة إنواع من النبات (19،104،138). لهذا من الممكن جداً أن زيادة انتاج الإيثيلين من الفاكهة خلال نضوجها تسبب تكوين بروتين الذى يسرع من نضوجها.

الإيثيلين والتنحية الارضية Ethylene and geotropism

ساق البازلاء النامى فى الظلام لو وضع فى الإيثيلين لا يتأثر بالجاذبية الارضية، نتيجة لهذا فهى تنمو موازية للأرض. تأثير الايثيلين هذا فسر بايقاف إنتقال الاكسين بفعل الجاذبية الارضية. باحثون لاحظوا أن قطع ساق البازلاء نامية فى محلول مخفف من الاكسين غالبا ما يظهر عليها انحناء 40° أو اكثر. كما هو متوقع لقد وجد أن انحناء القطع ناتج من توزيع الاكسين الغير متساوى. قطع ساق البازلاء النامية فى محلول يحتوى ^{14}C-IAA أعطى نسبة 28:72 لـ ^{14}C الجزأ السفلى للجزأ العلوى. مع ذلك لو أضيف الإيثيلين تكون النسبة 45:55 (14). لهذا فى قطع ساق البازلاء على الاقل انتقال الاكسين الجانبى بتأثير

الجاذبية الأرضية تقريبا أوقف تماماً بالإيثيلين. لا يوجد تأثير فورى للايثيلين على الانتقال الطولى للاكسين. ولكن تعريض النبات للإيثيلين لمدة طويلة يثبط الإنتقال الطولى.

عدد من البحاث وجدوا أن تركيزات قليلة من IAA أو الاكسينات الاخرى تسبب تكوين الإيثيلين فى الفاكهة وسيقان النبات والازهار والجذور والاوراق لجميع النباتات التى اجريت عليها التجارب. هناك احتمال أن معظم التأثيرات المثبطة للتركيزات العالية من الاكسين سببها تكوين كمية عالية من الإيثيلين فى وجود كميات غير اعتيادية من الاكسين (15). مثلا فى النباتات الكاملة تحدث تنحية أرضية موجبة سببها انتقال الاكسين الجانبى إلى الجزأ السفلى من الجذر الموضوع موازيا للأرض؛ الانحناء يحدث بسبب نقص إطالة الخلايا على الجانب السفلى من الجذر بفعل تراكم تركيزات عالية من الأكسين. برج وبرج Burg and Burg اقترحا ان هذا التثبيط ليس ناتجا مباشرة من التركيزات العالية للاكسين. هذا الرأى حصل على مساندة من الحقيقة ان ثانى اكسيد الكربون الذى هو مثبط منافس لتأثير الايثيلين، ينقص كثيراً من التنحية الارضية فى جذور البازلاء بدون أن يؤثر فى معدّل النمو الطولى العام.



شكل 21-19 : توزيع إنتاج الايثيلين خلال ساق البازلاء النامى فى الظلام والبالغ 7 أيام من العمر.
(After S.P. Burg and E.A. Burg. 1969. Auxin-stimulated ethylene formation. In F. *Wightman* and *G. Setterfield*, eds., Bio-chemistry and physiolgy of plant growth substances. Ottawa: Runge Press.)

الإيثيلين والسيادة الطرفية Ethylene and apical dominance

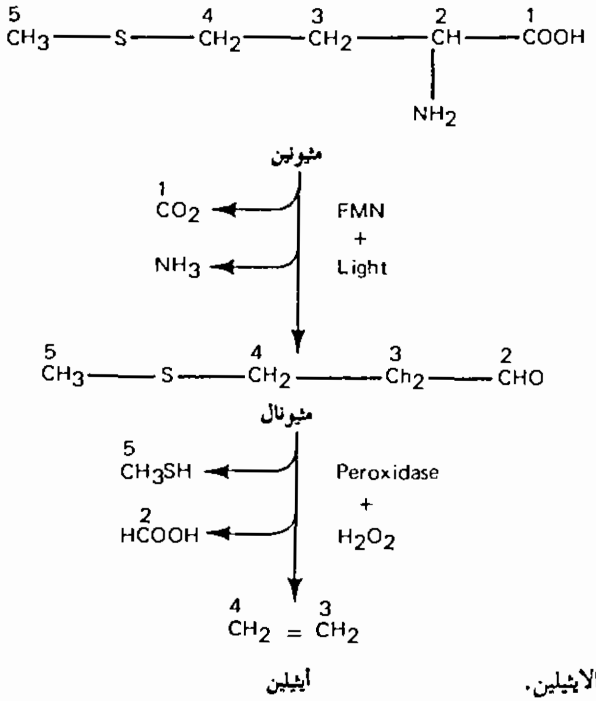
الإيثيلين مثبط قوى لنمو البراعم وبهذا يمكن أن يكون له تأثيراً مهماً على السيادة الطرفية. إنتاج الإيثيلين من نبات البازلاء النامى فى الظلام محدود فى المخطاف الطرفى ومنطقة العقد (شكل 19-21). من ناحية أخرى تكوين الإيثيلين اكثر وجوداً فى الأنسجة المرستيمية التى ينتج فيها الاكسين. ظاهرة تقترح ان IAA تتحكم فى تكوين الايثيلين فى ساق البازلاء النامى فى الظلام (15). لو فرضنا توزيع الإيثيلين فى النبات اليانع النامى فى الضوء مساوى لنبات البازلاء النامى فى الظلام، عندها نمو البراعم الإبطية يمكن أن يتأخر بسبب تكوين الإيثيلين الناتج من تأثير IAA فى منطقة العقد الناتج من انتقال الاكسين إلى هناك من البرعم الطرفى ونصل الورقة. هذا الاقتراح وجد مساندة من عدة دراسات على السيادة الطرفية.

عرفنا فى مناقشة سابقة، مثلا، أن الكاينتين يستطيع أن يتغلب على التأثير المثبط للأكسين IAA على نمو البراعم الإبطية. فى تجارب لبرج وبرج (15) Burg and Burg التأثير المثبط لنمو البراعم الجانبية للأكسين IAA والإيثيلين تغلب عليه تماما الكاينتين. لهذا تأثير الكاينتين على التأثير المثبط للايثيلين على نمو البراعم الجانبية مساوى لتأثير الاكسين IAA. لقد اوضحا كذلك أن نمو البراعم الجانبية فى نبات البازلاء الموضوع فى 5% ثانى اكسيد الكربون فى الجوّ قد أطلق جزئيا (129). كما ذكر سابقا ثانى اكسيد الكربون هو مثبط منافس للإيثيلين.

التكوين الحيوى للإيثيلين Biosynthesis of ethylene

المادة الاولية للإيثيلين هو الحامض الامينى الذى يحتوى الكبريت الميتونين methionine. تكوين الإيثيلين من الميتونين أوضحه ينج ومن معه 1966 (143) Yang et-al خارج النبات فى المعمل. بعد هذا بقليل وجد أن معاملة الفاكهة والاجزاء الخضراء للنبات بالميتونين تزيد من تكوين الإيثيلين زيادة كبيرة (16،72). زيادة على ذلك ينج Yang (142) أستعمل الميتونين المشع وأوضح أن

الكربون الثالث والرابع اللذان يعطيان الإيثيلين. أخيراً هناك مناقشة مقنعة أن الميتونين هو المركب الطبيعى الذى يعطى الإيثيلين هو أن الإثيونين ethionine مثبط قوى لتكوين الميتونين طبيعيا يقف تكوين الإيثيلين فى انسجة الفاكهة (129). يظهر أن وجود الضوء والفلافين مونو نيوكليوتايد (FMN) وكذلك ماء الاكسجين H_2O_2 والبروكسيديز يمكن كذلك الاحتياج اليها لتكوين الإيثيلين طبيعيا. طريقة تكوين الايثيلين طبيعيا من الميتونين موضحة فى شكل (19-22).



شكل 19-22 : طريق تخليق الايثيلين.

REFERENCES

1. Adamson, D. 1962. Expansion and division in auxin-treated plant cells. *Can. J. Bot.* 40:719.
2. Arora, N., F. Skoog, and O. N. Allen. 1959. Kinetin-induced pseudonodules on tobacco roots. *Am. J. Botan.* 46:610.
3. Audus, L. J. 1959. *Plant growth substances.* New York: Interscience Publishers.

4. Ball, E. 1946. Development in sterile culture of stem tips and subjacent regions of *Tropaeolum majus* L. and of *Lupinus albus* L. *Am. J. Botan.* 33:301.
5. Birch, A. J., R. W. Richards, and H. Smith. 1958. The biosynthesis of gibberellic acid. *Proc. Chem. Soc.* 192.
6. Birch, A. J., and H. Smith. 1959. The biosynthesis of terpenoid compounds in fungi. In *Biosynthesis of terpenes and sterols.* Boston: Little, Brown.
7. Bonnett, H. T., and J. G. Torrey. 1965. Chemical control of organ formation in root segments of *Convolvulus* cultured *in vitro. Plant Physiol.* 40:1228.
8. Borthwick, H. A., S. B. Hendricks, M. W. Parker, E. H. Toole, and V. K. Toole. 1952. A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 38:662.
9. Brian, P. W., and H. G. Hemming 1955. The effect of gibberellic acid on shoot growth of pea seedlings. *Physiol. Plant.* 8:669.
10. Briggs, D. E. 1964. Origin and distribution of α-amylase in malt. *J. Inst. Brewing* 70:14.
11. Brown, G. N., and C. Y. Sun. 1973. Effects of abscisic acid on senescence, permeability and ribosomal patterns in mimosa hypocotyl callus tissue. *Physiol. Plant.* 28:412.
12. Bukovac, M. J., and S. H. Wittwer. 1961. Biological evaluation of gibberellins A_1, A_2, A_3, and A_4 and some of their derivatives. In R. M. Klein, ed., *Plant growth regulation.* Ames, Iowa. Iowa State University Press.
13. Burg, S. P., and E. A. Burg. 1965. Relationship between ethylene production and ripening in bananas. *Bot. Gaz.* 126:200.
14. Burg, S. P., and E. A. Burg. 1966. The interaction between auxin and ethylene and its role in plant growth. *Pro. Nat. Acad. Sci.* 55:262.
15. Burg, S. P., and E. A. Burg. 1969. Auxin-stimulated ethylene formation; its relationship to auxin-inhibited growth, root geotropism, and other plant processes. In F. Wightman and G. Setterfield, eds., *Biochemistry and physiology of plant growth substances.* Ottawa: Runge Press.
16. Burg, S. P., and C. D. Clagett. 1967. Conversion of methionine to ethylene in vegetative tissue and fruits. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 127:125.
17. Caplin, S. M., and F. C. Steward. 1948. Effect of coconut milk on the growth of explants from carrot root. *Science* 108:655.
18. Chadwick, A. V. and S. P. Burg. 1967. An explanation of the inhibition of root growth caused by IAA. *Plant Physiol.* 42:415.
19. Chalutz, E. 1973. Ethylene-induced phenylalanine ammonia-lyase activity in carrot roots. *Plant Physiol.* 51:1033.
20. Chripeels, M. J., and J. E. Varner. 1966. Inhibition of gibberellic acid induced formation of α-amylase by abscisin II. *Nature* 212:1066.
21. Chrispeels, M. J., and J. E. Varner. 1967. Gibberellic acid-enhanced synthesis and release of α-amylase and ribonuclease by isolated barley aleurone layers. *Plant Physiol.* 42:398.
22. Chrispeels, M. J., and J. E. Varner. 1967. Hormonal control of enzyme synthesis: on the mode of action of gibberellic acid and abscisin in aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42:1008.
23. Cleland, R., and N. McCombs. 1965. Gibberellic acid: action in barley endosperm does not require endogenous auxin. *Science* 150:497.
24. Crane, J. C., P. E. Primer, and R. C. Campbell. 1960. Gibberellin-induced parthenocarpy in *Prunus. Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 75:129.
25. Das, N. K., K. Patau, and F. Skoog. 1956. Initiation of mitosis and cell

division by kinetin and indoleacetic acid in excised tobacco pith tissue. *Physiol. Plant.* 9:640.
26. Davison, R. M. 1960. Fruit-setting of apples using gibberellic acid. *Nature* 188:681.
27. Dennis, D. T., C. D. Upper, and C. A. West. 1965. An enzymic site of inhibition of gibberellin biosynthesis by AMO–1618 and other plant growth retardants. *Plant Physiol.* 40:948.
28. Dennis, D. T., and C. A. West. 1967. Biosynthesis of gibberellins. III. The conversion of (−)-kaurene to (−)-kauren-19-oic acid in endosperm of *Echinocystis macrocarpa* Greene. *J. Biol. Chem.* 242:3293.
29. Devlin, R. M., and I. E. Demoranville. 1967. Influence of gibberellic acid and gibrel on fruit set and yield in *Vaccinium macrocarpan* cv. Early Black. *Physiol. Plant.* 20:587.
30. Downs, R. J. 1955. Photoreversibility of leaf and hypocotyl elongation of dark brown red kidney bean seedlings. *Plant Physiol.* 30:468.
31. Einset, J. W., and F. Skoog. 1973. Biosynthesis of cytokinins in cytokinin-antotrophic tobacco callus. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 70:658–660.
32. Engelke, A. L., H. Q. Hamzi, and F. Skoog. 1973. Cytokinin-gibberellin regulation of shoot development and leaf form in tobacco plantlets. *Amer. J. Bot.* 60:491–495.
33. Evins, W. H. 1971. Enhancement of polyribosome formation and induction of tryplophan-rich proteins by gibberellic acid. *Biochem.* 10:4295.
34. Evins, W. H., and J. E. Varner. 1971. Hormone-controlled synthesis of endoplasmic reticulum in barley aleurone cells. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 62:1631.
35. Evins, W. H., and J. E. Varner. 1972. Hormonal control of polyribosome formation in barley aleurone layers. *Plant Physiol.* 49:348.
36. Filner, P., and J. E. Varner. 1967. A test for *de novo* synthesis of enzymes: density labelling with H_2O^{18} of barley α-amylase induced by gibberellic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 58:1520.
37. Fletcher, R. A., and N. O. Adedipe. 1972. Hormonal regulation of leaf senescence. In D. J. Carr, ed., *Plant growth substances*. New York: Springer-Verlag.
38. Fosket, D. E., and K. C. Short. 1973. The role of cytokinin in the regulation of growth, DNA synthesis and cell proliferation in cultured soybean tissue (*Glycine max* var. Biloxi). *Physiol. Plant.* 28:14–23.
39. Frenkel, C., I. Klein, and D. R. Dilley. 1968. Prtein synthesis in relation to ripening of pome fruits. *Plant Physiol.* 43:1146.
40. Fries, N. 1960. The effect of adenine and kinetin on growth and differentiation of *Lupinus*. *Physiol. Plant.* 13:468.
41. Galston, A. W., and D. C. McCune. 1961. An analysis of gibberellin-auxin interaction and its possible metabolic basis. In R. M. Klein, ed., *Plant growth regulation*. Ames, Iowa: Iowa State University Press.
42. Galston, A. W., and W. K. Purves. 1960. The mechanism of action of auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:239.
43. Glasziou, K. T. 1957. Respiration and levels of phosphate esters during kinetin-induced cell division in tobacco pith sections. *Nature* 179:1083.
44. Glinka, Z. 1973. Abscisic acid effect on root exudation related to increased permeability to water. *Plant Physiol.* 51:217.
45. Hall, R. H., L. Csonka, H. David, and B. McLennan. 1967. Cytokinins in the soluble RNA of plant tissues. *Science* 156:69.
46. Hall, R. H., M. J. Robins, L. Stasink, and R. Thedford. 1966. Isolation of

N^6 (γ,γ-dimethylallyl) adenosine from soluble ribonucleic acid. *J. Amer. Chem. Soc.* 88:2614.
47. Hall, R. H., and R. S. deRopp. 1955. Formation of 6-furfurylaminopurine from DNA breakdown products. *J. Am. Chem. Soc.* 77:6400.
48. Harada, H., and J. P. Nitsch. 1959. Changes in endogenous growth substances during flower development. *Plant Physiol.* 34:409.
49. Harder, R., and R. Bünsow. 1956. Einfluss des Gibberellins auf die Blütenbildung bei *Kalanchoë blossfeldiana. Naturwissenschaften* 43:544.
50. Hillman, W. S., and W. H. Purves. 1961. Does gibberellin act through an auxin-medicated mechanism? In R. M. Klein, ed., *Plant growth regulation.* Ames, Iowa. Iowa State University Press.
51. Hulme, A. C., M. J. C. Rhodes, T. Galliard, and L. S. C. Wooltorton. 1968. Metabolic changes in excised fruit tissue. IV. Changes occurring in discs of apple peel during the development of the respiration climacteric. *Plant Physiol.* 43:1154.
52. Hyde, B. B., and L. G. Paleg. 1963. Ultrastructural changes in cells of isolated barley aleurone incubated with and without gibberellic acid. *Amer. J. Bot.* 50:615.
53. Jacobsen, J. V., and J. E. Varner. 1967. Gibberellic acid-induced synthesis of protease by isolated aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42:1596.
54. Kato, J. 1953. Studies on the physiological effect of gibberellin. I. On the differential activity between gibberellin and auxin. *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto* B 20:189.
55. Kato, J. 1958. Studies on the physiological effect of gibberellin. II. On the interaction of gibberellin with auxins and growth inhibitors. *Physiol. Plant.* 11:10.
56. Kato, J. 1961. Physiological action of gibberellin with special reference to auxin. In R. M. Klein, ed., *Plant growth regulation.* Ames, Iowa: Iowa State University Press.
57. Kende, H., and A. Lang. 1964. Gibberellin and light inhibition of stem growth in peas. *Plant Physiol.* 39:435.
58. Kende, H., H. Nunnemann, and A. Lang. 1963. Inhibition of gibberellic acid biosynthesis by AMO–1618 and CCC in *Fusarium moniliforme. Naturwissenshaften* 50:599.
59. Kidd, F., and C. West. 1930. Physiology of fruit. I. Changes in the respiratory activity of apples during their senescence at different temperatures. *Proc. Roy. Soc.* (London) B106:93.
60. Kohler, D., and A. Lang. 1963. Evidence for substances in higher plants interfering with response of dwarf peas to gibberellin. *Plant Physiol.* 38:555.
61. Kuraishi, S., and R. M. Muir. 1964. The relationship of gibberellin and auxin in plant growth. *Plant Cell Physiol.* 5:61.
62. Kuraishi, S., and R. M. Muir. 1964. The mechanism of gibberellic action in the dwarf pea. *Plant Cell Physiol.* 5:259.
63. Kurosawa, E. 1926. Experimental studies on the secretion of *Fusarium heterosporum* on rice plants. *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa* 16:213.
64. Lang, A. 1957. The effect of gibberellin upon flower formation. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 43:709.
65. Lang, A. 1970. Gibberellins: structure and metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21:537.
66. Lang, A., and E. Reinhard. 1961. Gibberellins and flower formation. *Advan. Chem.* 28:71.

67. Lee, B. O. 1961. Effect of kinetin on the fertility of some strains of *Neurospora crassa*. *Nature* 192:288.
68. Letham, D. S. 1963. Zeatin, a factor inducing cell division isolated from *Zea mays*. *Life Sciences* 2:569.
69. Letham, D. S. 1966. Regulators of cell division in plant tissues. II. A cytokinin in plant extracts: isolation and interaction with other growth regulators. *Phytochem.* 5:269.
70. Letham, D. S. 1967. Chemistry and physiology of kinetin-like compounds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18:349.
71. Letham, D. S., and C. O. Miller. 1965. Identity of kinetin-like factors from *Zea mays*. *Plant Cell Physiol.* 6:355.
72. Lieberman, M., L. W. Mapson, A. T. Kupnishi, and D. A. Wardale. 1966. Stimulation of ethylene production in apple tissue slices by methionine. *Plant Physiol.* 41:376.
73. Lockhart, J. A. 1961. The hormonal mechanism of growth inhibition by visible radiation. In R. M. Klein, ed., *Plant growth regulation*. Ames, Iowa: Iowa State University Press.
74. Lockhart, J. A. 1962. Kinetic studies of certain anti-gibberellins. *Plant Physiol.* 37:759.
75. Lockhart, J. A. 1964. Physiological studies on light-sensitive stem growth. *Planta* 62:97.
76. Luckwill, L. C. 1959. Fruit growth in relation to internal and external chemical stimuli. In D. Rudnick, ed., *Cell, organism and milieu, 17th growth symposium*. New York: Ronald Press.
77. Lyons, J. M., and H. K. Pratt. 1964. An effect of ethylene on swelling of isolated mitochondria. *Arch. Biochem. Biophys.* 104:318.
78. MacLeod, A. M., and A. S. Millar. 1962. Effect of gibberellic acid on barley endosperm. *J. Inst. Brewing* 68:322.
79. Maruzzella, J. C., and J. G. Garner. 1963. Effect of kinetin on bacteria. *Nature* 200:385.
80. Mayak, S., and A. H. Halevy. 1972. Interrelationships of ethylene and abscisic acid in the control of rose petal senescence. *Plant Physiol.* 50:341.
81. Miller, C. O. 1956. Similarity of some kinetin and red light effects. *Plant Physiol.* 31:318.
82. Miller, C. O. 1961. A kinetin-like compound in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 47:170.
83. Miller, C. O., F. Skoog, F. S. Okumura, M. H. von Saltza, and F. M. Strong. 1956. Isolation, structure and synthesis of kinetin, a substance promoting cell division. *J. Am. Chem. Soc.* 78:1375.
84. Miller, C. O., F. Skoog, M. H. von Saltza, and F. M. Strong. 1955: Kinetin: a cell division factor from deoxyribonucleic acid. *J. Am. Chem. Soc.* 77:1392.
85. Mitchell, J. W., D. P. Skaggs, and W. P. Anderson. 1951. Plant growth-stimulating hormones in immature bean seeds. *Science* 114:159.
86. Mohr, H. 1962. Primary effects of light on growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:465.
87. Mohr, H., and V. Appuhn. 1961. Zur Wechselwirkung von Licht and Gibberellinsaure. *Naturwissenshaften* 48:483.
88. Mullins, M. G. 1967. Morphogenetic effects of roots and of some synthetic cytokinins in *Vitis vinfera* L. *J. Exptl. Bot.* 18:206.
89. Murofushi, N., N. Takahashi, T. Yokota, and S. Tamura. 1968. Gibberellins

in immature seeds of *Pharbitis nil*. Part I. Isolation and structure of a novel gibberellin, gibberellin A_{90}. *Agr. Biol. Chem.* 32:1239.

90. Nickell, L. G. 1950. Effect of coconut milk on the growth *in vitro* of plant virus tumor tissue. *Botan. Gaz.* 112:225.

91. Nitsch, J. P. 1959. Changes in endogenous growth regulating substances during flower initiation. *Fourth Intern. Congr. Biochem.* London: Pergamon Press.

92. Ockerse, R., and A. W. Galston. 1967. Gibberellin-auxin interaction in pea stem elongation. *Plant Physiol.* 42:47.

93. Paleg, L. G. 1960. Physiological effects of gibberellic acid: I. On carbohydrate metabolism and amylase activity of barley endosprem. *Plant Physiol.* 35:293.

94. Paleg, L. G. 1960. Physiological effects of gibberrellic acid: II. On starch hydrolyzing enzymes of barley endosperm. *Plant Physiol.* 35:902.

95. Paleg, L. 1964. Cellular localization of the gibberrellin-induced response of barley endosperm. In *Regulateurs Naturels de la Croissance Vegetale*. Paris: C.N.R.S.

96. Paleg, L. G. 1965. Physiological effects of gibberellins. *Ann Rev. Plant Physiol.* 16:291.

97. Patau, K., N. K. Das, and F. Skoog. 1957. Induction of DNA synthesis by kinetin and indoleacetic acid in excised tobacco pith tissue. *Physiol. Plant.* 10:949.

98. Pedersen, M. 1968. *Ectocarpus fasciculatus*: marine brown alga requiring kinetin. *Nature* 218:776.

99. Pedersen, M. 1973. Identification of a cytokinin, 6-(3 methyl-2-butenylamino) purine, in sea water and the effect of cytokinins on brown algae. *Physiol. Plant.* 28:101.

00. Phinney, B. O., and C. A. West. 1961. Gibberellins and plant growth. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 14:1185. Berlin: Springer.

01. Powell, R. D., and M. M. Griffith. 1960. Some anatomical effects of kinetin and red light on disks of bean leaves. *Plant Physiol.* 35:273.

02. Purves, W. K., and W. S. Hillman. 1958. Response of pea stem sections to indoleacetic acid, gibberellic acid, and sucrose as affected by length and distance from apex. *Physiol. Plant.* 11:29.

03. Rebeiz, C. A., and J. C. Crane. 1961. Growth regulator-induced parthenocarpy in the Bing cherry. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 78:69.

04. Reid, M., and H. K. Pratt. 1972. Effects of ethylene on potato tuber respiration. *Plant Physiol.* 49:252.

05. Robinson, D. R., and C. A. West. 1970. Biosynthesis of cyclic diterpenes in extracts from seedlings of *Ricinus communis* L. II. Conversion of geranylgeranyl pyrophosphate into diterpene hydrocarbons and partial purification of cyclization enzymes. *Biochem.* 9:80.

06. Sacher, J. A. 1966. Permeability characteristics and amino acid incorporation during senescence (ripening) of banana tissue. *Plant Physiol.* 41:701.

07. Sachs, R. M., and A. Lang. 1961. Shoot histogenesis and the subapical meristem: the action of gibberellic acid, amo-1618, and maleic hydrazide. In R. M. Klein, ed., *Plant growth regulation* Ames, Iowa: Iowa State University Press.

08. Sachs, R. M., and A. M. Kofranek. 1963. Comparative cytohistological studies on inhibition and promotion of stem growth in *Chrysanthemum morifolium*. *Amer. J. Bot.* 50:772.

09. Sachs, T., and K. V. Thimann, 1964. Release of lateral buds from apical dominance. *Nature* 201:939

110. Sachs, T., and K. V. Thimann. 1967. The role of auxins and cytokinins in the release of buds from dominance. *Amer. J. Bot.* 54:136.
111. Sankhla. N., and D. Sankhla. 1968. Reversal of (±)-abscisin II induced inhibition of lettuce seed germination and seeding growth by kinetin. *Physiol. Plant.* 21:190.
112. Sawada, K. 1912. Disease of agricultural products in Japan. *Formosan Agr. Rev.* 36:10, 16.
113. Scarbrough, E., D. J. Armstrong, F. Skoog, C. R. Frihart, and N. J. Leonard. 1973. Isolation of *cis*-zeatin from *Corynebacterium fascians* cultures. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 70:3825–3829.
114. Selman, I. W. 1964. The effect of kinetin on infection of Petuna and tomato leaves with tomato spotted-wilt virus. *Ann. Appl. Biol.* 53:67.
115. Shechter, I., and C. A. West. 1969. Biosynthesis of gibberellins. IV. Biosynthesis of cyclic diterpenes from *trans*-geranylgeranyl pyrophosphate. *J. Biol. chem.* 244:3200.
116. Simand, A. 1971. Initiation of DNA synthesis by kinetin and experimental factors in tobacco pith tissue *in vitro. Can. J. Bot.* 49:1541.
117. Sironval, C. 1961. Gibberellins, cell division, and plant flowering. In M. Klein, ed., *Plant growth regulation.* Ames, Iowa: Iowa State University Press.
118. Skinner, C. G., F. D. Talbert, and W. Shive. 1958. Effect of 6-(substituted) purines and gibberellin on the rate of seed germination. *Plant Physiol.* 33:190.
119. Skoog, F., H. Q. Hamzi, A. M. Szweykowska, N. Y. Leonard, K. L. Carraway, T. Fujii. J. P. Helgeson, and R. N. Loeppky. 1967. Cytokinins: structure activity relationships. *Phytochem.* 6:1169–1192.
120. Skoog, F.. and D. J. Armstrong. 1970. Cytokinins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21:359.
121. Skoog, F., and N. J. Leonard. 1969. Sources and structure activity relationships of cytokinins. In F. Wightman and G. Setterfield, eds., *Biochemistry and physiology of plant growth substances.* Ottawa: Runge Press.
122. Skoog, F., and C. O. Miller. 1957. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vivo.* In *Biological action of growth substances. Symp. Soc. Exptl. Biol.* 11:118.
123. Skoog, F., and R. Y. Schmitz. 1972. Cytokinins. In F. C. Steward, ed., *Plant Physiology* 6B:181. New York: Academic Press.
124. Skoog, F., F. M. Strong, and C. O. Miller. 1965. Cytokinins. *Science* 148:532.
125. Strong, F. M. 1958. *Topics in microbial chemistry.* New York: John Wiley & Sons.
126. Stuart, N. W., and H. M. Cathey. 1961. Applied aspects of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12:369.
127. Sumiki, Y., and A. Kawarada. 1961. Relation between chemical structure and physiological activity. In R. M. Klein, ed., *Plant growth regulation.* Ames, Iowa: The Iowa State University Press.
128. Takahashi, N., T. Yokota, N. Murofushi, and S. Tamura. 1969. Structures of gibberellin A_{26} and A_{27} in immature seeds of *Pharbitis nil. Tetrahedron Lett.* 25:2077.
129. Thimann. K. V. 1972. The natural plant hormones. In F. C. Steward, ed., *Plant Physiology* 6:213–233. New York: Academic Press.
130. Torrey, J. G. 1958. Endogenous bud and root formation by isolated roots of *Convolvulus* grown *in vitro Physiol.* 33:258.
131. Torrey, J. G. 1962. Auxin and purine interactions in lateral root initiation in isolated pea root segments. *Physiol. Plant.* 15:177.

132. Valdovinos, J. G., and L. C. Ernest. 1967. Effect of gibberellic acid and cyocel on tryptophan metabolism and auxin destruction in the sunflower seedling. *Physiol. Plant.* 20:682.
133. Valdovinos, J. G., L. C. Ernest, and J. E. Perley. 1967. Gibberellin effect on tryptophan metabolism, auxin destruction, and abscission in *Coleus*. *Physiol. Plant.* 20:600.
134. Van Overbeek, J., M. E. Conklin, and A. F. Blakeslee. 1941. Factors in coconut milk essential for growth and development of *Datura* embryos. *Science* 94:350.
135. Varner, J. E. 1964. Gibberellic acid acid controlled synthsis of α-amylase in barley endosperm. *Plant Physiol.* 39:413.
136. Von Abrams, G. J., and H. K. Pratt. 1967. Effect of ethylene on the permeability of excised cantaloupe fruit tissue. *Plant Physiol.* 42:299.
137. Vreman, H. J., R. Y. Schmitz and F. Skoog. 1973. Synthesis of 2-methylthio-*cis* and trans-ribosylzeatin and their isolation from *Pisum* tRNA. *Phytochem.* 13:31–37.
138. Wang, C. Y., and W. M. Mellenthin. 1972. Internal ethylene levels during ripening and climacteric in Anjou pears. *Plant Physiol.* 50:311.
139. West, C. A., and B. O. Phinney. 1957. Purification and properties of gibberellin-like substances from flowering plants. *Plant Physiol.* 32 (suppl.): xxxii.
140. Wickson, M., and K.V. Thimann. 1958. The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance. *Physiol. Plant.* 11:62.
141. Wittwer, S. H., and M. J. Bukovac. 1962. Exogenous plant growth substances affecting floral initiation and fruit set. *Proc. Plant Sci. Symp. Campbell Soup Company* 65.
142. Yang, S. F. 1969. Biosynthesis of ethylene. In F. Wightman and G. Setterfield, eds., *Biochemistry and physiology of plant growth substances*. Ottawa: Runge Press.
143. Yang, S. F., H. S. Ku, and H. K. Pratt. 1966. Ethylene production from methionine by flavin mononucleotide and light. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 24:739.
144. Yomo, H. 1958. Studies on the barley malt. The sterilization of barley seeds and amylase formation of separated embryos and endosperms. *Hakko Kyokai Shi.* 16:444.
145. Yomo, H. 1960. Studies of the α-amylase activating substance. IV. On the amylase activating action of gibberellin. *Hakko Kyokai Shi.* 18:600.
146. Yomo, H. 1960. Studies of the amylase activating substances. V. Purification of the amylase activating substance in the barley malt (2) and its properties. *Hakko Kyokai Shi.* 18:603.
147. Young, R. E., and J. B. Biale. 1967. Phosphorylation in avocado fruit slices in relation to the respiratory climacteric. *Plant Physiol.* 42:1357.

الفصل العشرون

التزامن الضوئي Photoperiodism

مــقــدمــة Introduction

بدون أى شك من قديم الزمان كان الانسان يشعر داخليا بتأثير الضوء المهم فى نمو النبات. هذا يتضح من أن النبات لا يمكن أن ينمو فى الظلام. حيث أن الضوء ضروريا لنمو النبات. والغريب أن هذا لم يخطر ببال أحد إلى سنة 1779 حين اقترح انجنهوز Ingenhousz اهمية الضوء فى عملية البناء الضوئي. منذ ذلك الوقت، بدأ التطور البطيء المستمر نحو التعرف إلى تأثيرات الضوء المختلفة فى نمو النبات.

قبيل تأثير الضوء فى عمليات النبات يجب ان يمتص داخل النبات. هذا معناه يجب وجود مستقبل للضوء من نوع ما (غالبا أصباغ) هذه الاصباغ يجب ان تكون قادرة على امتصاص انواع الضوء التى تسبب التأثير. فى حالات كثيرة استقبال الضوء بالمستقبل تجعله قابلا للتفاعل، وبهذا تبدأ تفاعلات كيميائية متلاحقة تقود فى النهاية إلى استجابة النبات للمؤثر. امتصاص الضوء وتنشيط الجزىء الممتص وتتابع التفاعلات الكميائية المتلاحقة التى تنتهى بتأثر النبات يمكن تسميته العمليات البايوضوئية.

كثيراً من العمليات البايوضوئية التى تحدث فى النبات درسها العلماء دراسة مستفيضة، وفى حالات كثيرة مكونات منفصلة لهذه العمليات فصلت ودرست خصائصها. بعض العمليات البايوضوئيه التى درست باستفاضة هى البناء الضوئى وتخليق اليخضور والتنحية الضوئية والتزامن الضوئى والاكسدة الضوئية. البناء الضوئى وتخليق الكلورفيل والتنحية الضوئية والاكسدة الضوئية سبق الحديث عنها فى فصول سابقة. ساقتصر فى الحديث عن التنحية الضوئية فى هذا الفصل.

التزامن الضوئى لا يوجد لها تعريف دقيق. عامة تعرف كالآتي: هى تأثر

النبات بنسب معينة من طول فترات الضوء والظلام. مثلا طول فترة الظلام أهم بكثير من طول فترة الضوء. شدة وكمية الضوء ممكن ان تغير فى حجم التأثير. كمية الضوء المستقبل بالنبات يمكن ان يكون له تأثير كبير. لذلك لقد اصبح معروفا أن فترة الضوء وترتيب التغيرات هو المهم فى تسبب التزامن الضوئـي. تأثر النبات بتغير فترات الضوء والظلام يمكن أن يسمى الاستجابة لفترات الضوء photoperiodic response.

النباتات تتأثر بتغير فترات الضوء والظلام بطرق مختلفة منها التزهير، النمـو الخضري، إستطالة السلامية، إنبات البذور وسقوط الاوراق. هذه بعض الامثلة لتأثير التزامن الضوئى التى عرفت فى النبات. حيث أن عملية التزهير هى أول ما أكتشف لتأثير التزامن الضوئى وهى العملية التى درست باستفاضة. كلامنا على التزامن الضوئى سيكون تحليلا لهذه الظاهرة.

حـافـز الـتـزهـيـر The flowering response

مع أن تأثير التزامن الضوئى المتحكم فى التزهير عرف قبل القرن العشرين. أول اثبات بالتجربة لهـذه العمليـة كانت فى السنـوات الاولـى من هذا القـرن. تورنواس Tournois فى سنة 1712 حاول تفسير لماذا نبات السكران hemp يزهر بغزارة إذا زرع فى بداية الربيع ولكنه ينمو خضريا اذا زرع مؤخراً فى الربيع أو فى الصيـف (58). تورنـواس وضح أن اذا اعطـى نبـات السكـران فتـرات ضوء قصيرة (6 ساعات) فانه يزهر، ولكنه اذا اعطى فترات ضوء طويلة فانه يبقى فى حالة نمو خضري.

دراسة طبيعة تزهير نبات المخلده (sempervivum) الذى قام بها العالم كلبس (Klebs) فى عام 1913 وضحت أن التزهيـر يمكـن ان تسببـه اضاءة صناعيـة فى منتصف فصل الشتاء فى البيوت الزجاجية. مع هذا فان الوقت العادى للتزهيـر لهذا النبات هو شهر يونيه (32). كلبس استخلص من تجاربه أن التزهير فى نبات المخلده يتحكم فيه طول فترات الضوء وان الضوء يعمل كعامل مساعد فى هذا الشأن.

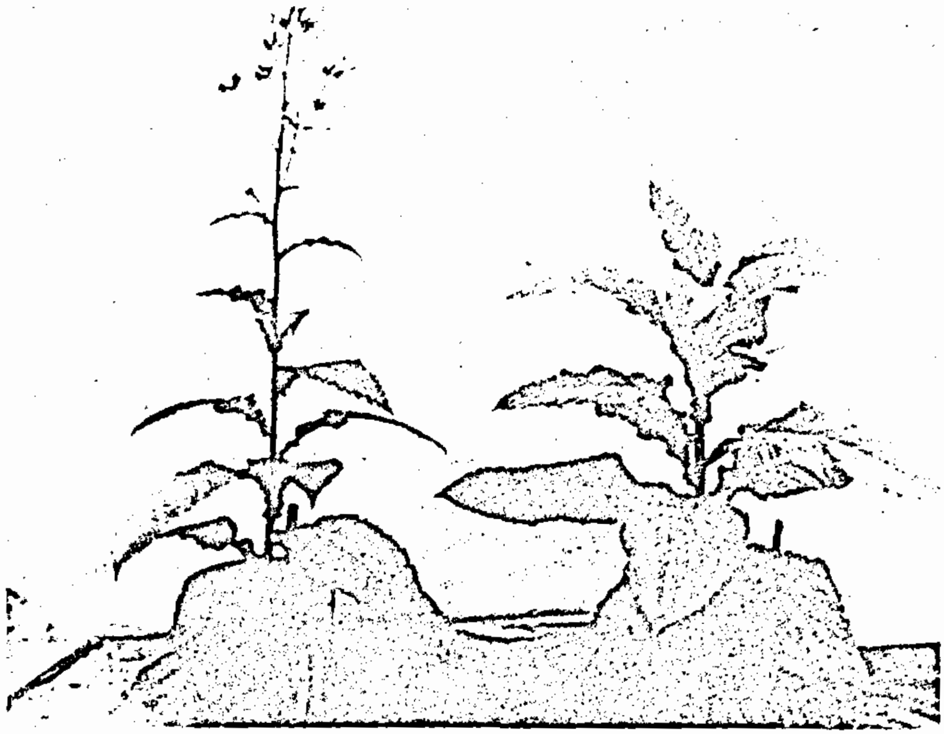
أول نظرية طرحت بوضوح على التزامن الضوئى كانت فى سنة 1920 طرحها جارنر وألارد Garner and Allard (19). للتجربة استعملا نبات ذو اوراق عريضة من انواع التبغ الذى لوحظ عليه نموه الخضرى بغزارة وطبيعة تزهيره التى تختلف جوهريا عن نبات الدخان العادي. هذا النوع هو ميريلاند ماموث maryland mammoth الذى لا يزهر فى الحقل ولكنه عندما يؤخذ إلى البيوت الزجاجية يزهر بغزارة فى منتصف شهر ديسمبر. فى السنة التالية بذور هذه النباتات اذا زرعت فى الحقل فان النبات لا يزهر ولكن اذا وضع فى البيوت الزجاجية فانه يزهر فى منتصف شهر ديسمبر.

الخطوة التالية هى تعريض نبات التبغ الميريلاند ماموث لفترات ايام قصيرة خلال فصل الصيف بوضع النبات فى الظلام بعد تعريضه لنظام اليوم القصير الذى يساوى طول اليوم فى فصل الشتاء. بعد هذا فان هذه السلالة تصبح قادرة على التزهير فى فصل الصيف. أضف إلى ذلك فان هذه السلالة يمكن أن تحفظ فى حالة نمو خضرى خلال أشهر الشتاء بمجرد زيادة طول اليوم باستعمال الاضاءة الصناعية. لقد اصبح واضحا أن سلالة الميريلاند ماموث يزهر فقط تحت نظام اليوم القصير. جارنر وألارد سميا تأثير طول اليوم فى نبات الميريلاند ماموث بالتزامن الضوئى (شكل 20-1).

اصطلاحات Terminology

سميت سلالة الميريلاند ماموث من نبات التبغ نبات اليوم القصير لان طبيعة تزهير هذا النبات تحدث تحت نظام اليوم القصير. بعد ذلك اكتشف ان النباتات تختلف كثيراً فى تأثرها بطول اليوم. فى بعض النباتات تزامن اليوم الطويل يسبب التزهير، بينما نباتات أخرى لا تتأثر وتزهر تحت نظامى اليوم الطويل والقصير. كذلك توجد نباتات أخرى تزهر تحت نظام يوم يأتى ما بين اليوم القصير واليوم الطويل. التعريفات الآتية وضعت على دورة 24 ساعة من الضوء والظلام.

1 — نبات اليوم القصير يزهر عندما يكون طول اليوم اقصر من طول حرج معين.



شكل 1-20 : نبات التبغ الأصلى Maryland Mammoth الذى لوحظ فيه لأول مرّة ظاهرة التزامن الضوئى فى النبات على الشمال فى صوبه غير مضاءة (اليوم القصير) النبات على اليمين فى صوبه مضاءة بالكهرباء (اليوم الطويل). الملاحظة كانت في شتاء 1919.

(Photograph by W.W. Garner and H.A. Allard. Courtesy of Agricultural Research Service, Plant Industry Station, U.S. Department of Agriculture.)

ايام أطول من تلك النقطة الحرجة يجعل نبات اليوم القصير ينمـو خضريـا. مايسمى بطول اليوم الحرج يختلف باختلاف انواع النبات. من امثلة نباتات اليـوم القصيـر نبـات التبـغ (الميرلانـد مامـوث) ونبـات والزنتيـوم (cocklebur) Xanthium pennsylvanicum ونبات الفاصولياء glycine max (Biloxi soybean).

2— نبات اليوم الطويل يزهر عندما يكون طول اليوم أطول من طول حرج معيـن. كذلك هنا طول اليوم الحرج يختلف باختلاف نوع النبات، من أمثلة نـباتات اليوم الطويـل نبـات السلـق Spinacea oleracea ونبـات البنجـر Beta vulgaris ونبات السكران الاسود Hyoscyamus niger.

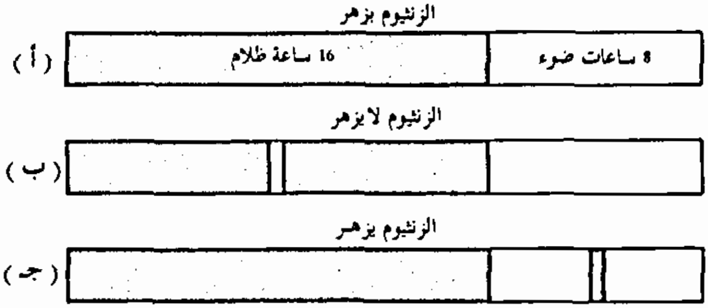
3– نبات لا يتأثر بطول اليوم يزهر بعد فترة من النمو الخضرى مهمى كان تزامن الضوء. من امثلة النباتات التى تتأثر بطول اليوم نبات الطماطم Lycopersicum esculentum ونبات الساعة الرابعة mirabilis وبعض انواع من نبات البازلاء (Pisum sativum).

مع أن هناك نباتات تحتاج لفترة ضوئية طويلة متبوعة بفترة ضوئية قصيرة حتى تزهر هذه النباتات قليلة الوجود. كذلك بعض النباتات تحتاج إلى فترة ضوئية قصيرة متبوعة بفترة ضوئية طويلة لكي تزهر. النباتات المذكورة اعلاه تحتاج نظام متابعة يوم طويل بيوم قصير أو يوم قصير بيوم طويل حتى تزهر. هذه النباتات لا تزهر تحت نظام اليوم القصير المستمر أو نظام اليوم الطويل المستمر.

الجدير بالملاحظة أن هذا التقسيم وضع على أن النبات يزهر أو لا يزهر تحت نظام يزيد أو ينقص على طول اليوم الحرج. هذا التقسيم لا يعني أن جميع نباتات اليوم القصير تزهر تحت نظام اليوم الذي هو أقصر من ذلك اليوم الذي يسبب التزهير في نباتات اليوم الطويل. مثال لشرح هذه النقطة مقارنة نبات اليوم القصير الزنتيوم xanthium بنبات اليوم الطويل السكران hyoscyamus. نبات الزنتيوم يومه الحرج طوله 15,5 ساعة يزهر اذا كان طول اليوم لا يتجاوز هذا الحد. نبات السكران يومه الحرج طوله 11 ساعة يزهر اذا كان طول اليوم يتجاوز هذا الحد. النقطة المهمة هنا أن نبات الزنتيوم نبات اليوم القصير ونبات السكران نبات اليوم الطويل كل منهما يزهر اذا عرض إلى نظام يوم طوله 13 ساعة. العامل المهم هنا ليس عدد ساعات الضوء ولكن النبات يزهر قبل أو بعد طول اليوم الحرج.

أهمية فترة الظلام Importance of dark period

تحت الظروف العادية النباتات تتعرض إلى دورات من 24 ساعة ضوء وظلام. المهتمين الاوائل بالتزامن الضوئى استعملوا دورات من 24 ساعة ولذلك تشبه الظروف العادية. بعدها أصبح واضحا أن دراسة معقدة للتزامن الضوئى

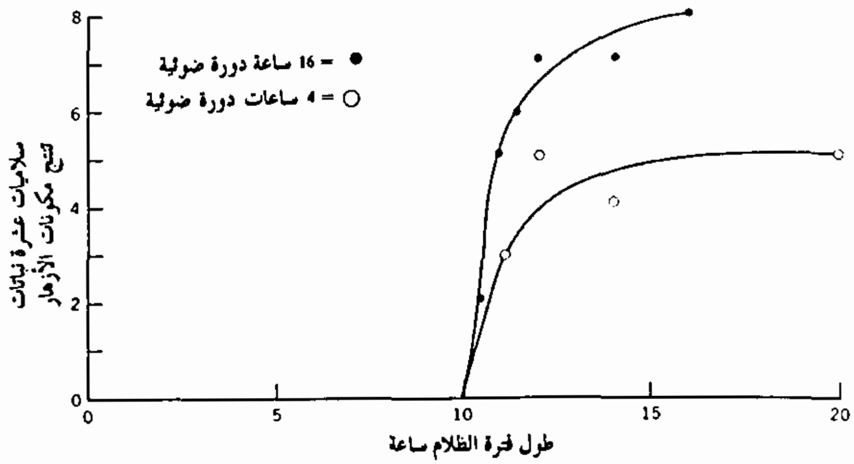


شكل 20-2 : مخطط يوضح أهمية فترة الظلام، (أ) نبات الزنثيوم تحت دورة ضوئية مؤثرة 16 ساعة ظلام و8 ساعات ضوء (يزهر). (ب) نبات الزنثيوم تحت دورة ضوئية مؤثرة 16 ساعة ظلام و8 ساعات ضوء. فترة الظلام قوطعت فى وسطها بفترة قصيرة من الضوء (النبات لايزهر)، (جـ) نبات الزنثيوم تحت دورة ضوئية مؤثرة 16 ساعة ظلام و8 ساعات ضوء. فترة الضوء قوطعت فى وسطها بفترة قصيرة من الظلام (النبات يزهر).

يمكن اجرائها بتغير الدورة العادية، مثلا بتتابع 8 ساعات فترة ضوء بـ 8 ساعات فترة ظلام أو تتابع 16 ساعة فترة ضوء بـ 16 ساعة فترة ظلام. تعريض نباتات اليوم الطويل والقصير لدورات غير 24 ساعة أثبتت أن التزهير فى النبات سببه فترة الظلام وليس فترة الضوء. نباتات اليوم القصير تزهر عندما تزيد طول فترة الظلام على الفترة الحرجة، ونباتات اليوم الطويل تزهر عندما ننقص طول فترة الظلام على الفترة الحرجة.

أهمية فترة الظلام على التزهير وضحها همر وبونر Hamner and Bonner 1938 فى بحوثهما على نبات اليوم القصير الزنتيوم. لقد بينا ان نبات الزنتيوم يمكن أن يمنع من التزهير تحت دورة ضوئية مناسبة لتزهيره باعطاءه فترة ضوئية قصيرة خلال فترة الظلام (استراحة ضوئية) (شكل 20-2). اعطاء هذا النبات فترة ظلام قصيرة خلال الفترة الضوئية لها تأثيراً قليلا جداً. بصورة اوضح اذا قسمت فترة الظلام الطويلة الضرورية لتزهير نبات الزنتيوم إلى فترتين قصيرتين تجعل النبات فى حالة نمو خضرى مستمر.

نظرية ان طول فترة الظلام هى الفترة الحرجة فى التزامن الضوئى حصلت على كثيراً من التأييد من بحوث همر Hamner (20) الذى اشتغل على نبات اليوم



شكل 3-20 : منحنى يوضح العلاقة بين طول فترة الظلام وظهور مكونات الأزهار فى الفاصولياء Biloxi soyabean.

(After K.C. Hamner, 1940. botan. Gaz. 101:658.)

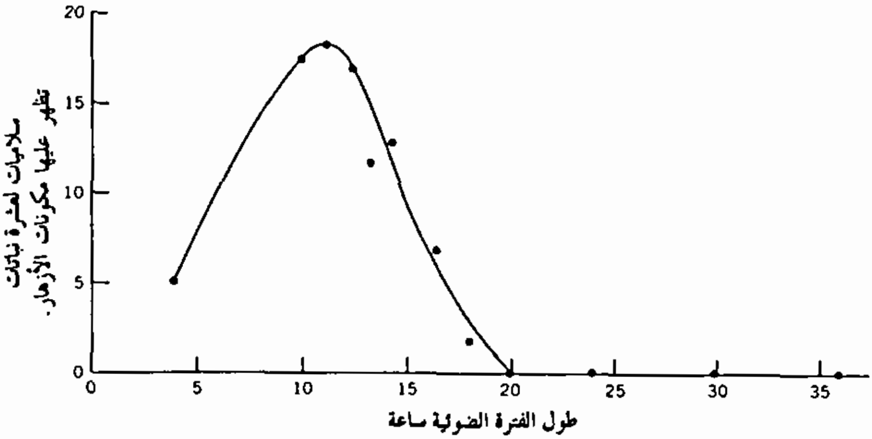
القصير الفاصولياء Bioloxi soybean ، هذا النبات لا يزهر إلا اذا حصل على نظام اليوم الذى تزيد فترة ظلامه على 10 ساعات ولا يهم طول فترة ضوءه (شكل 3-20).

اهمية فترة الضوء Importance of photoperiod

مع ان طول فترة الضوء ليس لها تأثير على تكوين الازهار يظهر أن لها تأثير كمي على الازهار. هناك زيادة فى مكونات الازهار بزيادة طول فترة الضوء. كذلك يمكن أن يلاحظ من شكل 3-20 أن زيادة فترة الظلام اكثر من 12 ساعة ليس له أى تأثير.

بينما طول فترة الظلام تحدد تكوين مكونات الازهار، طول فترة الضوء تحدد عدد مكونات الازهار (20). أقصى تأثير على نبات الفاصولياء يحصل عليه من دورة تتكون من 16 ساعة ظلام و 11 ساعة ضوء (شكل 4-20). دورة ضوئية أقل أو اكثر من 11 ساعة تنتج عنها تكوين عدد أقل من مكونات الازهار.

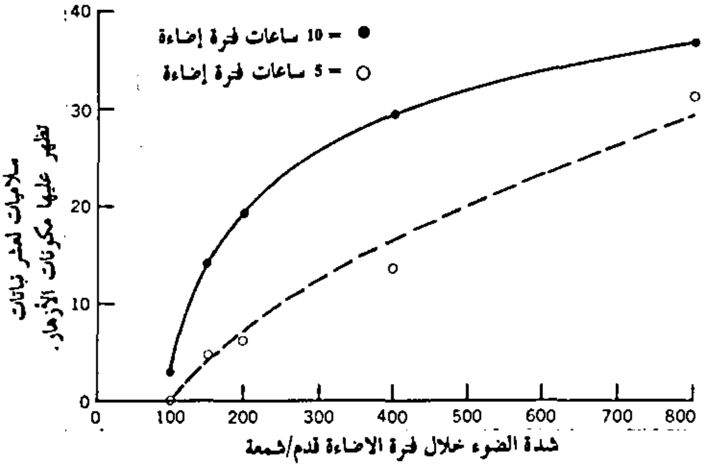
كما هو واضح فى شكل (4-20) هناك تأثير كمى لطول فترة الضوء. مع وجود هذا التأثير يمكن أن نتساءل عن تأثير شدّة الضوء على عدد مكونات



شكل 4-20 : منحنى يوضح العلاقة بين مدّة الاضاءة وظهور مكونات الأزهار فى الفاصولياء biloxi soyabean. فترة الظلام فى كل المعاملات 16 ساعة.
(After H.C. Hamner. 1940. Botan. Gaz. 101:658.)

الأزهار؟ الاجابة على هذا السؤال معقداً جدّاً. شدّة الضوء يمكن أن يكون لها تأثير غير مباشر، مثلاً تحكمها فى كمية السكر المنتقل إلى المناطق المرستيمية القادرة على تكوين مكونات الأزهار. على سبيل المثال تاكيموتو Takimoto (56) أصاب جزءاً من النجاح فى تزهير النبات فى الظلام بإعطاء النبات محلول سكرى. زيادة على ذلك أن أهمية فترة الضوء تتلاشى فى غياب CO_2 (59). التأثير المحفز لاعطاء النبات CO_2 وسكر يؤكّد أن ماتعطيه عملية البناء الضوئى لتكوين الأزهار. زيادة على تأثيره الغير المباشر على عملية البناء الضوئيى، شدّة الضوء يمكن أن يكون لها تأثير مباشر فى تكوين عامل أو هرمون ضرورى لتكوين الأزهار.

همنر Hamner (20) درس التأثير الكمى لفترة الضوء وشدّته على تكوين الأزهار فى نبات الفاصولياء على دورة ضوئية منتجة. وجد أن شدّة الضوء تحت 100 قدم ـ شمعة لاتكوّن أزهار. بزيادة شدّة الضوء تزيد من كمية الأزهار المتكونة (شكل 5-20). من الفترتين اللتان استعملتا فى التجربة الموضحة فى شكل 5-20، الفترة الطويلة تنتج كمية أكبر من الأزهار.



شكل 5-20 : التأثر الكمى لفترة الاضاءة وشدّتها على ظهور مكونات الأزهار فى الفاصولياء Biloxi soyabean تحت دورة ضوئية مؤثّرة. ملاحظة لم تنتج أى أزهار تحت شدّة إضاءة تحت 100 قدم/شمعة وأن أكبر كمية من الأزهار أنتجت تحت أطول فترة إضاءة.

(After K.C. Mahmner. 1940. Botan. Gaz. 101:658.)

الدورات الضوئية المؤثّرة Photoinductive cycles

الباحثون الأولون فى موضوع التزامن الضوئى والتزهير كانوا مهتمين أكثر بعدد ونوعية الأزهار من احتياج النبات إلى دورة ضوئية مناسبة لتمايز مكونات الأزهار. مع أن عدد الدورات الضوئية المسببة للتزهير تختلف اختلافاً كبيراً باختلاف نوع النبات. مثلاً نبات الزنتيوم يحتاج إلى دورة ضوئية واحدة تسبب تكوين مكونات الأزهار. خلافاً لذلك نبات المريمية salvia occidentalis نبات اليوم القصير يحتاج على الأقل 17 دورة ضوئية لتكوين الأزهار (59). ونبات الإنم Plantago lanceolata نبات اليوم الطويل يحتاج إلى 25 دورة ضوئية ليعطى حد أقصى من الأزهار (26).

يجب أن يفهم الجميع أن تكوين الأزهار على النبات يكون سببه جميعاً التزامن الضوئى أو لايتدخل فيه أبداً. عندما يعرض النبات إلى حد أدنى من الدورات الضوئية المسببة للتزهير فإن هذا النبات يزهر حتى ولو وضع تحت دورات ضوئية غير مسببة للتزهير.

تزهيراً جزئياً لوحظ في نباتات اليوم القصير. نبات اليوم القصير البلزامينه impatiens balsamina مثلاً يحتاج إلى ثلاثة دورات ضوئية فقط لتكوين براعم الأزهار. هذه البراعم تحتاج أكثر من ثمانية دورات ضوئية حتى تكون الأزهار (34، 44).

تزهيراً جزئياً يمكن أن يلاحظ فى نباتات اليوم الطويل. نبات اليوم الطويل الإنم Plantago lanceolata يحتاج إلى 25 دورة ضوئية لإعطاء 100% تزهير. إذا أعطى النبات 10 دورات ضوئية مسببة للتزهير وبعدها وضع تحت دورات ضوئية غير مؤثّرة، فإنه لايزهر. مع هذا عندما يرجع النبات إلى دورة ضوئية مناسبة، يحتاج إلى 15 دورة فقط لانتاج 100% أزهار (26). تكوين مكونات الأزهار على النبات المائى lemna gibba يحتاج إلى حدّ أدنى يوم‌طويل واحد. مع ذلك على الأقل ستة أيام طويلة يحتاجها هذا النبات لاعطاء أزهار كاملة. نظام اليوم الطويل يحتاجه هذا النبات فى الأطوار الأولى من تكوين الأزهار (14). نتائج مشابهة حصل عليها نيلر Nylor (45) ولانج وملشرز Lange and Melchers (38) من نباتات اليوم الطويل الأخرى.

الواقع أن بعض العوامل المؤثّرة فى التزهير تتجمع أثناء الدورة الضوئية المؤثّرة. فى بعض النباتات (مثلاً الزنتيوم) عوامل كافية تتجمع بعد دورة واحدة وتسبب التزهير. فى نباتات أخرى يحتاج إلى أكثر من دورة مؤثّرة واحدة. فى نباتات اليوم الطويل الدورات الغير مؤثّرة لاتغير تأثير دورات مؤثّرة سابقة، مع أن فى نباتات اليوم القصير الدورات الغير مؤثّرة مثبطة للتزهير. شويب Schwabe (53) وضح هذا التأثير فى مجموعة من نباتات اليوم القصير بتغير دورات مؤثّرة ودورات غير مؤثّرة واحدة بعد الأخرى. الدورة الغير مؤثّرة تثبط تأثير دورة مؤثّرة سابقة.

استقبال منبه التزامن الضوئى ووجود الهرمون الزهري

Perception of the photoperiodic stimulus and presence of a floral hormone

كمية كبيرة من البحوث فى البداية كان هدفها معرفة أى جزأ من النبات

يستقبل منبه التزامن الضوئـي. أعضاء النبـات التـى نالت الاهتمـام هى الأوراق والبراعم.

نوت Knott فى سنة *1934* وضح أن نبات السبانخ وهو نبـات اليـوم الطويـل الأوراق هى التى تستقبل المنبة (33). زيادة على هذا قد اقترح أن شيئاً معيناً ينتج فى الأوراق كنتيجة لدورة ضوئية مؤثّرة ثم تنتقل هذه المادّة إلى البرعم الطرفى مسببة تكوين مكونات الأزهار.

الدلائل على أن الأوراق هى المستقبل لمنبه للدورة الضوئية المؤثّرة كثيـرة جدّاً. فى حالات كثيرة إعطاء ورقة واحدة دورة ضوئية مؤثّرة تسبب تزهير بقية النبات الذى هو تحت دورة ضوئية غير مؤثّرة. مثلاً إذا عرضت ورقة واحدة من نبات الزنتيوم إلى نظام اليوم القصير وبقية النبات لنظـام اليـوم الطويـل تكـونت الأزهار (21، 41).

تطعيم ورقة من نبات كان قد عرض لدورة ضوئية مؤثرة علـى نبـات آخـر معرض لدورة ضوئية غير مؤثرة تسبب تكوين الازهار على هذا النبات (22،46). قبل تطعيم الورقة التي عرضت لدورة ضوئية مؤثرة، النبات المطعم تزال اوراقه حتى لاتتاج الفرصة لاى تأثير للاوراق التي لم تعرض لدورة ضوئية مؤثرة.

هنـاك حد أدنـى لانسجـة الورقـة حتـى تسبب التزهـير (1-29). مرحلـة نمـو (تطور) الورقة مهماً كذلك لحساسيتها للدورة الضوئيـة المؤثـرة. مثـلا أوراق نامية جزئيا لنبات الزنتيوم وجدت أنها حساسة جداً بينما اوراق صغيرة جداً أو اوراق كاملة النمو اقل حساسية للدورة الضوئية المؤثرة (31).

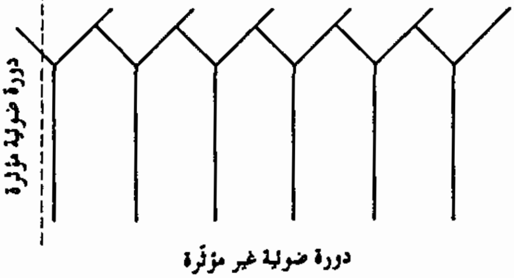
المدهش أن الاوراق كاملة النمو تستطيع أن تلغى التزهير التـى يسببـه منبـه دورة ضوئية مؤثرة. هذا عندما تطعم ورقة أو غصن من نبات حاصل على دورة ضوئية مؤثرة على نبات تحت دورة ضوئية غير مؤثرة وعليه اوراق كاملة النمو تمنع هذه الاوراق التزهير. أزالة الاوراق من نبات المطعم عليه يمنع هذا التأثير المثبط.

وجود الهرمون الزهري Presence of a floral hormone

عامل التزهير الناتج من الاوراق التى حصلت على دورة ضوئية مؤثرة ينتقل بكل سهولة داخل النبات. أحد الباحثين الدارسين لهرمون التزهير فى نبات الاقحوان chrysanthemum أوضح انتشار هذا الهرمون من خلال طعم غير كامل منفصل بحاجز مائى (42). مع ان هذه التجربة لم يحصل على نتائجها مرة اخرى بنجاح (17-43). شايلجان Cajlachjan الذى قام بتجارب عديدة لايضاح وجود هرمون التزهير المحتمل الوجود اعطى أسم فلورجن florigen لهذا الهرمون الذي لم يفصل بعد (11). هناك احتمال ان الفلورجن هو أيسوبيرنويد أو مركب شبيه بالأستيرويد (2-4-37).

يمكن ان يكون اعظم توضيح لسهولة أنتقال الهرمون الزهرى لوحظ فى نباتات الزنتيوم ذو الفرعين المطعمات فى بعضها. اذا كان آخر غصن فى هذه النباتات عرض لدورة ضوئية مؤثرة يسبب التزهير فى النباتات الستة فى تفاعل باديا بالاقرب شكل (6-20). للاطلاع اكثر أنظر نيلر Naylor (47).

المساوي لهذا بالاثارة تجارب زيفارت Zeevaart (61) الذى فيها طعم نبات اليوم الطويل على نبات اليوم القصير والعكس بالعكس. عندما طعم نبات اليوم الطويل sedum spectabile على نبات اليوم القصير Kalanchoe blossfeldiana يزهر تحت نظام اليوم القصير. وعندما يطعم الاخير على نبات اليوم الطويل يزهر تحت نظام اليوم الطويل. كذلك التجارب الاخيرة التى قاما بها هودسون وهمر Hodson and Hamner (28) وضحت ان مستخلص من نبات الزنتيوم المزهر تسبب تكوين الازهار على نبات lemna (duckweed) ولكن مستخلص من نبات



شكل 20-6 : إنتقال الهرمون الزهرى. فرع من نبات الزنثيوم ذو الفرعين مطعم على سلسلة من خمسة نباتات زنثيوم أعطي دورة ضوئية مؤثّرة. الفرع الثانى من النبات الأول والنباتات الخمس الأخرى كانت تحت دورة ضوئية غير مؤثّرة جميع النباتات أزهرت.

الزنتيوم النامى خضريا لا يسبب ذلك. بالاحرى هذه التجارب اوضحت أن الفلورجين عام لجميع النباتات ولا يوجد لكل نوع من النبات فلوجين معين وأن الفلورجين عنده نفس الخواص فى نباتات اليوم الطويل والقصير. هذا يجعل الامل ان يأتى اليوم الذي يستخلص فيه الفلورجنً من النبات وتدرس خواصه. الاهمية الاقتصادية لهذا الهدف عظيمة.

نوعية الضوء والتزامن الضوئى Light quality and photoperiodism

كما ذكرنا فى مقدمة هذا الفصل، حتى يؤثر الضوء يجب أن يمتص. عمليا الباحثون الاولون على التزامن الضوئى كانوا مهتمين بتأثير الضوء على التزهير، ذلك أن تأثير جميع اطوال الموجات للضوء المرئي للطيف. مع ذلك لقد اصبح معتاداً عمليا فى دراسة تفاعلات الضوء الحيوى إيجاد طول الموجة التى لها أكبر تأثيراً أو بالاحرى ايجاد تأثير اطوال الموجات المختلفة بهذه العملية. في هذا المجال العلماء يستطعون مقارنة امتصاص مكونات النبات المختلفة لموجات الضوء المختلفة مع تأثير الموجات المختلفة للضوء على العملية تحت الدراسة. اذا كان امتصاص المادة المستخلصة من النبات قريبة جداً من امتصاص العملية، هذا يدل دلالة كبيرة أن هذه المادة لها ضلع فى العملية. تقريبا أن مستقبل الضوء هو الذى يبدأ العملية.

لقد مر علينا بحث دقيق مشابه فى دراسة البناء الضوئى وفى تكسير الاكسين. فى عملية البناء الضوئى الضوء الازرق والاحمر لهما اكبر تأثير. فى منطقة هذان الضوئان الكلورفيل يمتص الضوء. لقد لاحظنا كذلك ان تأثير الطيف على انحناء بادرات الشوفان تشبه كثيراً امتصاص الريبوفلافين للطيف. لهذا لقد شك فى أن الريبوفلافين هو مستقبل الضوء فى عملية تكسير الاكسين.

هذا النوع من البحث قاموا به علماء فى قسم الزراعة بحكومة الولايات المتحدة الامريكية بتزفيل ميريلاند Beltsville, Maryland (5،7،23). كانوا شغوفون في تحديد تأثير الطيف للضوء المثبط المعطى أثناء فترة الظلام. فى الحقيقة أول تأثير لمحتويات الطيف على التزهير قام به باركر ومن معه (48)

Parker et-al من نباتين ذات اليوم القصير الزنتيوم والفاصولياء. منذ ذلك الوقت العديد من تأثير محتويات الطيف من هذا النوع قيست لنباتات ذات اليوم القصير ونباتات ذات اليوم الطويل. كل هذه النتائج ظهرت متساوية. لهذا نقترح وجود مستقبل عام لكل أطوال موجات الضوء المؤثرة فى التزامن الضوئى.

كما ذكر سابقا اذا كان ليلة طويلة في دورة مؤثرة لنبات الزنيتوم قد قطعت بفترة اضاءة قصيرة هذا النبات لا يزهر تأثير الطيف لنشاط اطوال الموجات المختلفة للضوء يوضح ان طول الموجة المؤثرة فى تثبيط التزهير وجدت مابين 620 و 660 μm (برتقالى احمر) مع درجة اقصى فى 640 μm. لهذا الضوء الاحمر يعتبر أقدر ضوءاً فى تكسير فترة الظلام.

الاضاءة الفوق الحمراء عندما تستعمل منفصلة ليس لها تأثير فى تكسير فترة الظلام، هذا معناه أن هذا الضوء لا يستطيع ان يقسم ليلة طويلة إلى ليلتين قصيرتين. مع ان الاكتشاف الاول قام به بورتويك ومن معه Borthwick et-al (6) وبعده داونز Downs (16) ان الاضاءة فوق الحمراء قادرة على اعكاس تكسير فترة الظلام بالضوء الاحمر. اذا كان اعطيت فترة قصيرة من الضوء الفوق الاحمر بعد فترة قصيرة من الضوء الاحمر فى منتصف ليلة طويلة فى دورة مؤثرة لنبات اليوم القصير، فان النبات يزهر. ولو الضوء الفوق الاحمر تبعه ضوء أحمر فان التزهير لا يحدث. بالاحرى الاضاءة الاخيرة فى سلسلة الاضاءات هى التى

جدول 1-20 : تأثير التكسير اليومى لفترة الظلام بعد اضاءات متلاحقة بالضوء الأحمر (R) والفوق الأحمر (FR) بالترتيب على تكوين الأزهار فى نباتات الزنتيوم والفاصولياء.

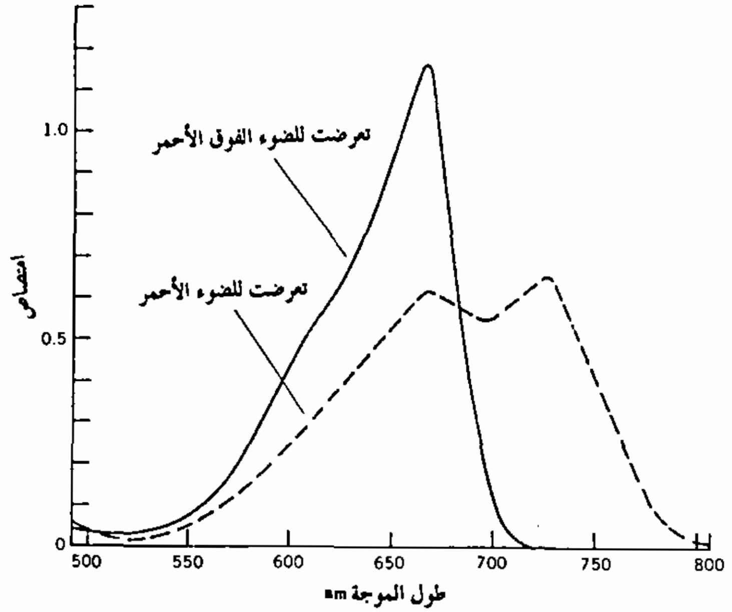
المعاملة	متوسط مرحلة تطور الزهرة في الزنتيوم cocklebur	متوسط عدد العقد المزهرة فى الفاصولياء Biloxi soybean
مقارنة الظلام	6.0	4.0
R	0.0	0.0
R، FR	5.6	1.6
R، FR، R	0.0	0.0
R، FR، R، FR	4.2	1.0
R، FR، R، FR، R	0.0	—
R، FR، R، FR، R، FR	2.4	0.6
R، FR، R، FR، R، FR،R	0.0	0.0
R، FR، R، FR، R، FR، R، FR	0.6	0.0

* R. J. Downs. 1956. Plant Physiol. 31:279

تعين إستجابة النبات (جدول 20-1).

هناك اتفاق عام أن هناك صبغة لها علاقة بالموضوع، هذه الصبغة توجد فى شكلين. واحد (Pr) يمتص الضوء الاحمر والآخر (Pfr) يمتص الضوء الفوق الاحمر. شكل Pfr يعتبر هو النشط فسيولوجيا من هذه الصبغة الشكلان يتحولان من واحد إلى آخر كيمائيا بفعل الضوء. زيادة على ذلك فان شكل Pfr يتحول فى الظلام ببطأ إلى شكل Pr، بونر Bonner (3) أوضح هذا التحول خارج الخلايا. التحول البطيء إلى Pr بفعل درجة الحرارة وتقتصر على نباتات ذات الفلقتين (30). هذه الصبغة أخيراً فصلها مجموعة من العلماء فى ينزفيل وسموها فيتوكروم phytochrome (10، 35، 55). امتصاص الوان الطيف لـ Pr و Pfr موضح فى (شكل 20-7).

يظهر ان الفيتوكروم بروتين مع مجموعة مرقعه (prosthetic) تشبه فى الاساس



شكل 20-7 : إمتصاص الضوء لمحلول مصفى من فيثوكروم الشوفان مابين 500 و 800 mm.

(After H.W. Siegelman and W.L. Butler. 1965. Ann. Rev. Plant Physiol. 16:383.)

تركيب الكروموفور لصبغة الطحالب فيكوسيانين. الفيتوكروم له وزن جزىء تقريبا 60,000 ويظهر ان موقعه فى غشاء الخلايا (18). فى الحقيقة بعض العلماء يعتقدون أن تأثير الفيتوكروم الاولى على نفاذية الاغشية.

من خلال استعمال اضاءة لمدة قصيرة ودرجة حرارة منخفضة امكن التعرف على مواد متوسطة قصيرة العمر للفيتوكروم مابين Pr و Pfr. هذا يدل من الطبيعى على أن عندما يتحول صبغة من شكل إلى آخر يحدث على خطوات خلال عدة محطات متوسطة. كذلك يجب الاشارة ان شكل Pfr من الفيتوكروم غير ثابت ويحدث له عملية تكسير. المصطلح هذا يدل كما استعمل هنا أنه لا يحدث لهذا الشكل انعكاس بالضوء وليس تكسير كما هو معروف (30). وعلى كل تحت هذه الظروف الصبغة لا يمكن ان تحدد وهناك أنخفاض فى مجموع الفيتوكروم. كما يقاس بمقياس الضوء الطيفى المتميز spectrophotometry، لهذا لو عرض نبات إلى ضوء أحمر مستمر مستوى الفيتوكروم ينقص تحت مستوى نقطة حرجة يجعل تخليق فيتوكروم جديد فى صورة Pr (50، 51، 52). النتيجة هى التعادل فى النبات مابين تخليق وتكسير الفيتوكروم.

التأثير المغير للضوء الاحمر والضوء الفوق الاحمر على النبات لخصه بورتويك ومن معه Borthwick et al (7). يظهر أن بتعريض النبات إلى الضوء الابيض خلال النهار صورة Pfr من الفيتوكروم تتراكم فى النبات. هذه الصورة من الصبغه مثبطه للتزهير فى نباتات اليوم الطويل. عند احلال الظلام صورة Pfr تعرض للتحلل بالحرارة وينتج عنها صورة Pr من الفيتوكروم الذى هو محفز للتزهير فى نباتات اليوم القصير ومثبط للتزهير فى نباتات اليوم الطويل. اعطاء الضوء الاحمر خلال فترة الظلام يرجع صورة Pr من الفيتوكروم إلى صورة Pfr ولهذا تثبط التزهير فى نباتات اليوم القصير. لو أتبع الضوء الاحمر بضوء فوق احمر فان تأثير الضوء الاحمر يلغى.

دلائل من دراسات عديدة توضح ان الفيتوكروم phytochrome يوجد فى انواع كثيرة من النباتات (27، 54). وفى الحقيقة يمكن ان يكون وجوده عامة.

زيادة على أنه استخلص من نباتات راقية كالتبغ والشوفان والذرة والفاصوليـاء. الفيتوكروم استخلص من طحلب mestaenium والحزازيات sphaeracarpos (57). ليس فقط ان الفيتوكروم موجود فى جميع النبات بل أنـه موزع داخـل النبـات الواحد، لقد وجد الفيتوكروم فى الجذور والسيقان والسويقـات التـحت فلقيـة والفلقات والبادرات وغمد الأوراق وأعناق الأوراق والبراعم الخضرية والفاكهة النامية وفى أجزاء الزهرة والعناقيد الزهرية.

الجبرلينيات والاستجابة بالتزهير Gibberellins and the flowering response

إلى حد هنا فى مناقشتنا للتزامن الضوئى والتزهير تجاهلنا دور الجبرلين على التزهير. كما ذكر فى فصل سابق إعطاء الجبرلين إلى معظم نباتات اليوم الطويل تسبب التزهير تحت دورة غير مؤثره. مع ذلك فان الجبرلين ليس هرمون التزهير أو على الاقـل لا يسبب التزهيـر بشكـل مبـاشر. هذا الإفتـراض له مايبـرره من مجموعتين نتائج بحوث. تسبب التزهير بتأثيـر اليـوم الطويـل وتأثيـر الجبرليـن لنباتات اليوم الطويل تظهر انها تختلف. أولا تأثير اليـوم الطويـل علـى تكويـن مكونات الازهار يتبعه إطالة الساق (40) تأثير الجبرلين فى تسبب التزهير باطالـة الساق أولا ثم تتبعه تكوين مكونات الازهار بعد فترة زمنية (36،60). هذ يقترح ان الجبرلين يحفز النمو والتمايز وبالتالى يمكن يكوّن الازهار وبالتالى فان تأثير الجبرلين على تكوين الازهار هو تأثير غيـر مبـاشر. ثانيـا الجبرليـن اثبـت عدم استطاعته على تكوين الازهار فى نباتات اليوم القصير تحت الدورة الغير مؤثرة.

هل الجبرلين له دور مباشر أو غير مباشر فى عملية التزهير لم يوضح بعـد. باحـث واحد بريان Brian (8،9) شمل جبرلين فى رسم يوضح التفاعـل الضوئـى لقد اقترح أن هرمون مشابه للجبرلين يتكون خلال فترة الضوء

Co_2 ← مادة اولية ← هرمون مشابه للجبرلين

بالرجوع إلى تجارب بريان، المادّة الأولية يمكن أن تكون محفزة أو ليس لهـا تأثيـر مضادة للتزهيـر. الضوء الأحمـر يزيـد من تحـول المـادّة الأوليـــة إلـــى

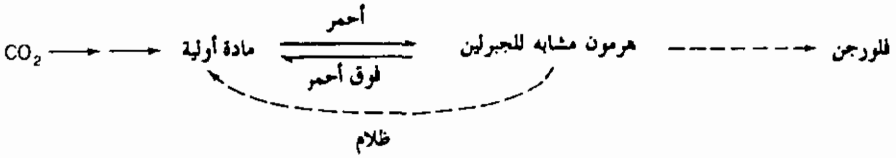
الهرمون المشابه للجبرلين. خلال فترة الظلام هناك تحول رجعى للهرمون إلى المادة الاولية. هذا التفاعل الرجعى يزيد من سرعته الضوء الفوق الاحمر.

اذا تتبعنا هذه التفسيرات فان تركيز الهرمون المشابه للجبرلين فى النبات يعتمد على طول فترة الاضاءة. اذا تقدمنا أكثر إلى الامام وربطنا تخليق الفلورجين florigen مع تراكم الهرمون المشابه للجبرلين عندها نستطيع ان نضع نظرية تحتوى الجبرلين فى استجابة النبات بالتزهير.

لقد أفترض أن يجب وجود مستوى عالى من الهرمون المشابه للجبرلين فى نباتات اليوم الطويل لانتاج الفلورجين. فى نباتات اليوم القصير يحدث العكس مستوى منخفض من الهرمون المشابه للجبرلين يتعدى الحد الاقصى للتزهير. لذلك عندما ينتج كمية كافية من الفلورجين يحدث التزهير فى كل من نباتات اليوم الطويل ونباتات اليوم القصير. رسم تخطيطى لهذا التفاعل موضح في (شكل 8-20).

قياس كمية الجبرلين فى أوراق نباتات اليوم القصير ونباتات اليوم الطويل تحت نظام الدورة المؤثرة وتحت نظام الدورة الغير مؤثرة قام بها شيلجان (13) Cajlachjan. نتائج شيلجان تدل على أن كمية الجبرلين اكبر تحت نظام اليوم الطويل مهمى كان نوع النبات.

شيلجان وضع نظرية تربط الجبرلين بالهرمون الزهرى فى تأثير التزامن الضوئى على التزهير (12). يقترح أن هناك خطوتين فى عملية التزهير الخطوة الاولى بواسطة الجبرلين والثانية يتوسطها عامل زهرى يسمى أنتسين anthesine



شكل 8-20 : توضيح يبين الخطوات التى تقود إلى تكوين الفلورجن. الخط المتقطع يقود من الهرمون المشابه للجبرلين إلى الفلورجن يمثل الخطوات المتحكم فيها تركيز الهرمون المشابه للجبرلين. هذه الخطوات يعتقد أنها تختلف فى نباتات اليوم الطويل عنها فى نباتات اليوم القصير.
(After A.W. Naylor. 1961. The photoperiodic control of plant behavior. In W. Ruhland, ed., Encyclopedia of plant physiology 16:331. Berlin:. Springer.)

الجبرلين والانتسين يكونان الفلورجين الحقيقى. فى نباتات اليوم الطويل تحت دورة غير مؤثرة توجد كمية كافية من الأنتوسين ولكن لاتوجد كمية كافية من الجبرلين. هذا الوضع بالعكس فى نباتات اليوم القصير تحت الدورة الغير مؤثرة نسبة الجبرلين عالية والانتسين منخفضة. هذا يفسر تحفيز نباتات اليوم الطويل للتزهير بمعاملته بالجبرلين تحت دورة غير مؤثـرة. بالاضافـة يفسر عدم فعاليـة الجبرلين على نباتات اليوم القصير تحت نظام الدورة الغير مؤثرة.

مـلـخـــص Summary

منـذ أن وضع جارنـر وألارد Garner and Allard 1920 اساسيـات التزامـــن الضوئى فى التزهير، خطوات عظيمة قطعت فى سبيل توضيح العديد من الانظمة الكيميائية الداخلة فى نظام التزهير. التداخل الصحيح لهذه الأنظمة إلى تكوين وتطوير التركيب التكاثرى للنبات.

أول خطوة رئيسية بعد اكتشاف جارنر وألارد هو فهم أهمية فترة الظـلام. بعد هذه الخطوة هو تطوير نظرية لعلاقة الهرمون بالتجاوب الزهرى ووضع أن الورقة هى التى تستقبل المحفز فى التزامن الضوئى بحوث مجموعة البولتزفيـل فى اكتشاف نظام اعكاس الضوء الفـوق الاحمـر والضوء الاحمـر فى التزامـن الضوئـى كان إنجـازاً ضخمـا. نتيجـة لذلك فصلت هذه المجموعـة الصبغـــة (فيتوكروم) الداخلة فى هذه العملية. واخيراً اقترح بعض الباحثون أن الجبرلين يمكن ان يتدخل فى تفاعل التزامن الضوئى للتزهير.

مع أننا الآن عندنا خطوط عريضة واضحة للخطوات التى تقود إلى التزهير، لازلنا بعيدين عن وضع مخطط واضح للتفاعل الـذى يقـود إلـى التزهيـر. هذا بالطبع يأتى عندما يفصل وتدرس خواص كل مكونات التفاعـل. أخيـراً بفصل الهرمون الزهرى (فلورجن) وتخليقه فى المعمـل يمكننـا جنـى نتيجـة مغامـرة البحوث العلمية البحتة.

REFERENCES

1. Barber, H. N., and D. M. Paton. A gene-controlled flowering inhibitor in *Pisum. Nature* 169:592.
2. Biswas, P. K., K. B. Paul, and J. H. M. Henderson. 1966. Effect of *Chrysanthemum* plant extract on flower initiation in short-day plants. *Physiol. Plant.* 19:875.
3. Bonner, J. 1962. *In vitro* dark conversion and other properties of phytochrome. *Plant Physiol. Suppl.* 37:xxvii.
4. Bonner, J., E. Heftmann, and J. A. D. Zeevaart. 1963. Suppression of floral induction by inhibitors of steroid biosynthesis. *Plant Physiol.* 38:81.
5. Borthwick, H. A. 1959. Photoperiodic control of flowering. In R. B. Withrow ed., *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals.* Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science.
6. Borthwick, H. A., S. B. Hendricks, and M. W. Parker. 1952. The reaction controlling floral initiation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 38:929.
7. Borthwick, H. A., S. B. Hendricks, and M. W. Parker. 1956. Photoperiodism. In A. Hollander ed., *Radiation biology.* New York: McGraw-Hill Book Co.
8. Brian, P. W. 1958. The role of gibberellin-like hormones in regulation of plant growth and flowering. *Nature* 181:1122.
9. Brian, P. W. 1959. Effects of gibberellins on plant growth and development. *Biol. Rev.* 34:37.
10. Butler, W. L., K. H. Norris, H. W. Siegelman, and S. B. Hendricks. 1959. Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 45:1703.
11. Cajlachjan, M. C. 1936. On the hormonal theory of plant development. *Comp. Rend. (Doklady) Acad. Sci. U.S.S.R.* 3:443.
12. Cajlachjan, M. C. 1958. Hormonal factors in the flowering of plants. *Fiziol. Rast.* 5:541.
13. Cajlachjan, M. C. 1961. Effect of gibberellins and derivatives of nucleic acid metabolism on plant growth and flowering. In R. M. Klein, ed., *Plant growth regulation.* Ames, Iowa: Iowa State University Press.
14. Cleland, C. F., and W. R. Briggs. 1967. Flowering responses of the long-day plant *Lemma gibba* G3. *Plant Physiol.* 42:1553.
15. Cross, D. R., H. Linschitz, V. Kashe, and J. Tenenbaum. 1968. Low temperature studies on phytochrome: light and dark reactions in red and far-red transformation and new intermediate forms of phytochrome. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 61:1095.
16. Downs, R. J. 1956. Photoreversibility of flower initiation. *Plant Physiol.* 31:279.
17. Galston, A. W. 1949. Transmission of the floral stimulus in soybean. *Botan. Gaz.* 110:495.
18. Galston, A. W., and P. J. Davies. 1970. *Control mechanisms in plant development.* Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
19. Garner, W. W., and H. A. Allard. 1920. Effect of length of day on plant growth. *J. Agr. Res.* 18:553.
20. Hamner, K. C. 1940. Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction. *Botan. Gaz.* 101:658.
21. Hamner, K. C., and J. Bonner. 1938. Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation. *Botan. Gaz.* 100:388.
22. Heinze, P. H., M. W. Parker, and H. A. Borthwick. 1942. Floral initiation in Biloxi soybean as influenced by grafting. *Botan. Gaz.* 103:517.

23. Hendrick, S. B. 1958. Photoperiodism. *Agron. J.* 50:724.
24. Hendricks, S. B. 1959. The photoreaction and associated changes of plant photomorphogenesis. In R. B. Withrow, ed., *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals.* Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science.
25. Hendricks, S. B., and H. A. Borthwick. 1954. Photoperiodism in plants. *Proc. Intern. Photobiol. Congr.* 23.
26. Hillman, W. S. 1962. *The physiology of flowering.* New York: Holt, Rinehart & Winston.
27. Hillman, W. S. 1967. The physiology of phytochrome. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18:301.
28. Hodson, H. K., and K. C. Hamner, 1970. Floral inducing extract from *Xanthium. Science* 167:384.
29. Holdsworth, M. 1956. The concept of minimum leaf number. *J. Exptl. Botan.* 7:395.
30. Kendrick, R. E., and C. J. P. Spruit. 1973. Phytochrome properties and the molecular environment. *Plant Physiol.* 52:327.
31. Khudairi, A. K., and K. C. Hamner. 1954. The relative sensitivity of *Xanthium* leaves of different ages to photoperiodic induction. *Plant Physiol.* 29:251.
32. Klebs, G. 1913. Über das Verhältnis der Aussenwelt zur Entwicklung der Pflanze. *S. B. Akad. Wiss.* (Heidelberg) B 5:1.
33. Knott, J. E. 1934. Effect of localized photoperiod on spinach. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* (*Suppl.*) 31:152.
34. Krishnamoorthy, H. N., and K. K. Nanda. 1967. Effect of intercalated long days and light interruption of dark period on flowering, extension growth and senescence of *Impatiens balsamina. Physiol. Plant.* 20:760.
35. Lane, H. C., H. W. Siegelman, W. L. Butler, and E. L. Firer. 1962. Extraction and assay of phytochrome from green plants. *Plant Physiol. Suppl.* 37:xxvii.
36. Lang, A. 1957. The effect of gibberellin upon flower formation *Proc. Natl. Acad. Sci.* 43:709.
37. Lang, A. 1965. Physiology of flower initiation. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 16:331. Berlin: Springer.
38. Lang, A., and G. Mèlchers. 1947. Vernalisation and devernalisation bei einer sweijährigen Pflanze. *Z. Naturf.* 2b:444.
39. Leopold, A. C., and F. S. Guernsey. 1953. Flower initiation in Alaska pea. I. Evidence as to the role of auxin. *Am. J. Botan.* 40:46.
40. Lockhart, J. A. 1961. Mechanism of the photoperiodic process in higher plants. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 16:390. Berlin: Springer.
41. Long, E. M. 1939. Photoperiodic induction as influenced by environmental factors. *Botan. Gaz.* 101:168.
42. Moshkov, B. S. 1937. Blüte von Kurztags-pflanzen in kontinuierlicher Beleuchtung als Resultat von Pfropfungen. *Trudy Priklad. Botan. Genetike i Selekstü* A 21:145.
43. Moshkov, B. S. 1939. Transfer of photoperiodic reaction from leaves to growing points. *Comp. Rend. (Doklady) Acad. Sci. U.S.S.R.* 24:489.
44. Nanda, K. K., and H. N. Krishnamoorthy. 1967. Photoperiodic studies on growth and development of *Impatiens balsamina* L. II. Floral bud initiation, flower opening and extension growth. *Planta* 72:338.
45. Naylor, A. W. 1941. Effects of some environmental factors on photoperiodic induction of beet and dill. *Botan. Gaz.* 102:557.
46. Naylor, A. W. 1953. Reactions of plants of photoperiod. In W. Loomis, ed.,

Growth and development in plants. Ames, Iowa: University of Iowa Press.
47. Naylor, A. W. 1961. The photoperiodic control of plant behavior. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 16:331. Berlin: Springer.
48. Parker, M. W., S. B. Hendricks, H. A. Borthwick, and N. J. Scully. 1946. Action spectrum for the photoperiodic control of floral initiation of short day plants. *Botan. Gaz.* 108:1.
49. Pratt, L. H., and W. L. Butler. 1968. Stabilization of phytochrome intermediates by low temperature. *Photochem. Photobiol.* 8:447.
50. Quail, P. H., E. Schäfer, and D. Marmé. 1972. *De novo* synthesis of phytochrome. In G. O. Schenck, ed., *Book of abstracts.* VI. International Congress in Photobio., Bochum. 156.
51. Quail, P. H., E. Schäfer, and D. Marmé. 1973. *De novo* synthesis of phytochrome in pumpkin hooks. *Plant Physiol.* 52:124.
52. Quail, P. H., E. Schäfer, and D. Marmé. 1973. Turnover of phytochrome in pumpkin cotyledons. *Plant Physiol.* 52:128.
53. Schwabe, W. W. 1959. Studies of long-day inhibition in short-day plants. *J. Exptl. Botan.* 10:317.
54. Siegelman, H. W., and W. L. Butler. 1965. Properties of phytochrome. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16:383.
55. Siegelman, H. W., E. M. Firer, W. L. Butler, and S. B. Hendricks. 1962. Phytochrome from corn and barley seedlings. *Plant Physiol. Suppl.* 37:xxvii.
56. Takimoto, A. 1960. Effect of sucrose on flower initiation of *Pharbitis. Plant Cell Physiol.* (Tokyo) 1:241.
57. Taylor, A. O., and B. A. Bonner. 1967. Isolation of phytochrome from the alga *Mesotaenium* and liverwort *Sphaerocarpos. Plant Physiol.* 42:762.
58. Tournois, J. 1912. Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chauvre. *Comp. Rend. Acad. Sci.* (Paris) 155:297.
59. Van der Veen, R., and G. Meijer. 1959. *Light and plant growth.* New York: The Macmillan Co.
60. Wittwer, S. H., and M. J. Bukovasc. 1957. Gibberellin effects on temperature and photoperiodic requirements for flowering of some plants. *Science* 126:30.
61. Zeevaart, J. A. D. 1958. Flower formation as studied by grafting. *Med. Landbouwhogeschool Wageningen* 58:1.

الفصل الواحد والعشرون

الإرتباع Vernalization

مـقـدمـة Introduction

لا تزهر جميع النباتات عندما تعرض إلى التزامن الضوئى الصحيح. فى نباتات كثيرة درجة الحرارة لها تأثيراً كبيراً على تكوين وتطور الازهار. فى النباتات الحولية يبدأ النمو فى الربيع وتتطور الازهار فى الصيف وتنتج الفاكهة والبذور في الخريف. تأثير درجة الحرارة على التزهير فى النباتات الحولية ثانوى بالنسبة للضوء، تأثير درجة الحرارة على تفاعلات الخلايا اكثر من أنه عامل مساعد.

النباتات ذات الحولين لها وضع آخر مختلف. تبقى هذه النباتات خضريا خلال فصل نموها الاول، وبعد تعريضها لدرجة حرارة منخفضة اثناء فصل الشتاء الطويل تزهر فى فصل نموها الثانى. بدون معاملة بالبرودة أغلب هذه النباتات تبقى خضريا طول حياتها. لذلك فإن تعريض النباتات التى تحتاج درجة حرارة منخفضة للبرودة متبوعة بالتزامن الضوئى الصحيح يجعلها تزهر. لقد ثبت بدون أى شك أن المعاملة بالبرودة ضرورية عندما عرضت نباتات الحولين للتبريد الصناعى متبوعة بالتزامن الضوئى الصحيح ودرجة الحرارة المناسبة فانها تزهر فى فصل نموها الأول. لهذا فان نباتات ذات الحولين يمكن ان تزهر فى نفس الفترة الزمنية التى تحتاجها النباتات الحولية. المعاملة بالبرودة vernalization مصطلح استعمل لشرح هذه الظاهرة، وقد عرفه قوارد Chouard (3) باكتساب أو اسراع القدرة على التزهير بالمعاملة بالتبريد، لذلك استعمال فكرة المعاملة بالتبريد بدون تكوين نظرية كان عمليا لسنوات عديدة (15) المزارعون بعضهم بالفطرة وآخرون بالتعليم عرفوا احتياج بعض النباتات لفترة من الزمن فى درجة حرارة منخفضة حتى تزهر. ماكينى (15) McKinney فى مراجعته لموضوع المعاملة بالتبريد أشار إلى تقرير كلبارت Klippart فى سنة 1857 إلى مجلس الزراعة فى ولاية أهايو يوضح فيه إستعمال عظيم لمفهوم

المعاملة بالتبريد. هذا التقرير ذكره ماكينى كما يلى:

لتحويل القمح الشتوى إلى قمح ربيعى لا تحتاج أكثر من انبات بذور القمح الشتوى فى الخريف أو الشتاء ويمنع من النمو الخضرى بالتبريد إلى ان يزرع فى الربيع. هذا فى العاده يعمل بتنقيع البذور فى الماء إلى الانبات ثم تبرد وهى فى هذه الحالة وتحفظ مبردة إلى فصل الربيع التالى للزراعة. فقط عمليتين لازمتين هما الانبات والتبريد. تقريبا النوع الشتوى من القمح يزرع فى أواخر الخريف بحيث تنبت فى الارض ولا تخرج فوقها بهذه الطريقة تنتج حبوب تكوّن النوع الربيعى من القمح لو زرعت فى شهر ابريل بدلا من شهر سبتمبر. تجربة تغطية القمح الشتوى قوبلت بنجاح كبير. حيث انها تحافظ على نوعية القمح الشتوى الاصيل وتنتج 28 بوشل للأكر.

منذ تقرير كلبارت دراسات مفصلة على تأثير درجة الحرارة على التزهير قام بها العديد من العلماء الجديون. البحوث الاولى التى قام بها هؤلاء العلماء مثل ليسنكو Lysenko وقسنر Gessner مهدت الطريق لفهم ظاهرة المعاملة بالتبريد الفهم الجيد التى عليه هذا اليوم.

المعاملة بالتبريد والتزهير Vernalization and flowering

يجب ان تؤكد أن المعاملة بالتبريد فى حد ذاته لا يسبب التزهير ولكنه فقط يعد النبات للتزهير. هذا بعكس تأثير التزامن الضوئى على التزهير حيث أن الدورة الضوئية المناسبة ليس فقط تعد النبات للتزهير بل تسبب التزهير كذلك.

التجارب الاساسية على المعاملة بالتبريد استعملت فيها نباتات السكران hyoscyamus niger ونبات النجيل secale cereale. ولهذا سنركز مناقشتنا على الدراسات على هذين النباتين.

نبات السكران Hyoscyamus niger

غالبا القدرة على الاستجابة للمعاملة بالبرودة صفة وراثية. وهو كذلك فى

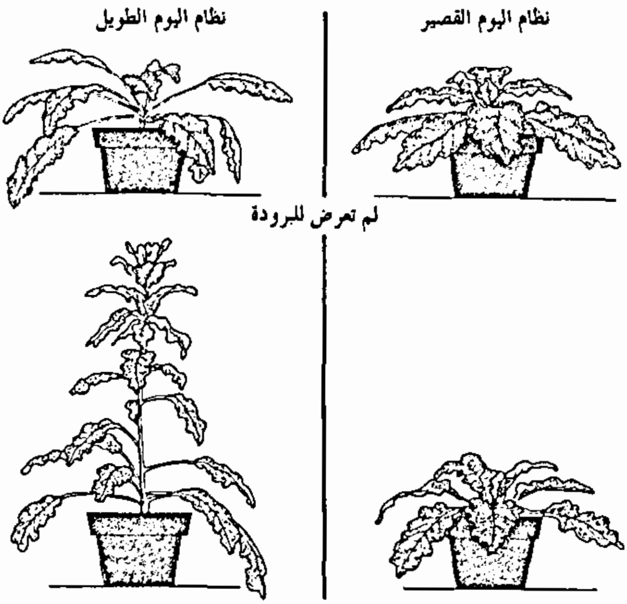
نبات السكران التى توجد منه نوعان حولى وذو حولين. النوع الحولى يزهر فى فترة نمو واحدة، بينما النوع ذو الحولين يحتاج إلى شتاء بارد قبل أن يزهر فى الموسم الثانى. فى الواقع أن الصفاة الوراثية اللازمة لبدأ التغيرات الكيمائية الضرورية للتزهير غير موجودة فى نبات السكران ذو الحولين ويمكن أحلال محله المعاملة بالتبريد. مثل الحولى السكران ذو الحولين من نباتات اليوم الطويل هذا النبات ينمو خضريا تحت نظام اليوم القصير مهمى كانت معاملة بأى درجة حرارة.

نبات السكران ذو الحولين يوضح تأثير المعاملة بالبرودة، أى ان مالم يعرض إلى درجة حرارة منخفضة لفترة من الزمن ينمو دائما خضريا، مع ذلك عندما يصل النبات إلى شكله الوردى وعلى الأقل 10 ايام من عمره يعامل بالبرودة فيزهر فى فترة نمو واحدة شرط أن يحصل على التزامن الضوئى المناسب. عمر 10 أيام والشكل الزهرى عاملان ضروريان للإستجابة للمعاملة بالتبريد لنبات السكران (3). شكل (21-1) يبين التجاوب بالتزهير لنبات السكران ذو الحولين النموذجى للمعاملة بالتبريد. ضرورة التزامن الضوئى الصحيح يمكن ملاحظته فى شكل (21-1).

النجيل السيكالى Secale cereale

كما هو فى السكران، هناك سلالتين لهذا النبات احدهما شتوى والآخر ربيعى. سلالة الربيع نبات وردى حولى نموذجى، يزهر وينتج فى فترة نمو واحدة. سلالة الشتاء نبات وردى ذو حولين نموذجى، يبقى خضريا فى فصل النمو الاول بعدها يزهر ويثمر بعد تعرضه إلى درجة حرارة الشتاء المنخفضة سلالة الشتاء عندما تعامل بالبرودة تشبه سلالة الربيع فى كل شيء (21).

مع أن نباتى النجيل السيكالى الشتوى والسكران تحتاج البرودة، تختلف اختلافات عديدة فى تجاوبها للمعاملة بالبرودة. نبات النجيل السيكالى يمكن معاملته بالبرودة فى طور البذور انظر مراجعة برفنز Purvis (24). بينما نبات السكران يجب ان يكون عمره 10 أيام وفى طوره الوردى. ليس كما هو فى

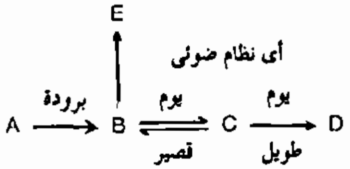


شكل 1-21 : استجابة نبات السكران، نبات اليوم الطويل للمعاملة بمختلف درجات الحرارة وأنظمة ضوئية.

(Data of G. Melchers and A. Lang. 1948. Biol. Zentr. 67:105. Redrawn from J, Bonner and A.W. Galston. 1952. Principles of plant physiology. San Francisco: W. H. Freeman.)

السكران نبات النجيل السيكالى الشتوى ليس له احتياجاً ضروريا للمعاملة بالبرودة. تحت الضوء المستمر النجيل الشتوى الغير معامل بالبرودة يكون الرأس في 15 أسبوعاً. مع أن لو عومل بالبرودة تكوين الرأس يحدث بعد 7,5 اسبوعاً، في نفس وقت تكوين الرأس في سلالة وادى الربيع spring valley تحت الضوء المستمر. لهذا في النجيل السيكالى المعاملة بالتبريد تعمل على تقصير المدة إلى التزهير وليس الحاجة اليها ماسة (7). أخيراً السيكالى يختلف على السكران بأن محفز المعاملة بالبرودة لا ينتقل من خلال الطعم.

برفز purvis الذى أسهم كثيرا في معرفتنا للمعاملة بالبرودة (24) وضع رسماً تخطيطيا يوضح التزهير في نبات النجيل.



فى هذا الرسم B مركب جرأ من نظام تفاعلى يقود إلى التزهير. هذا النظام التفاعلى من B إلى D تحت تحكم التزامن الضوئى ويمكن ان يقود إلى تخليق الهرمون الزهرى. فى النجيل الربيعى. B موجود فى الجنين أو ينتج من A فى درجات الحرارة العادية. مع ذلك فى النجيل الشتوى أنتاج B يتأخر ولكن لا يمنع نهائيا. إنه يتراكم بسرعة بطيئة مع نمو النبات. التعرض إلى درجات حرارة منخفضة تسرع من انتاج B فى النجيل الشتوى.

برفز أعطت سببين لماذا تعتقد أن B يتراكم حتى تحت درجات الحرارة العادية. أولا، التزهير يحدث قطعيا تحت الضوء المستمر حتى بدون المعاملة بالبرودة. ثانيا حتى فى تلك الانواع التى تحتاج ضروريا إلى المعاملة بالبرودة (مثل السكران) عندما يعامل بالبرودة يبقى كذلك حتى ولو عرض إلى دورات ضوئية غير مؤثّرة، هذا يعنى أن وجود B باقيا إلى حين تعريض النبات إلى دورة ضوئية مؤثرة، وأنه لا يخفف بالنمو الخضري الذى يحدث اثناء وجود النبات تحت دورة ضوئية غير مؤثرة. استمرار وجود B التى وضحه فى نبات النجيل برفز (21) وفى نبات السكران لانج وملشرز Lang and Melchers (13) فى الحقيقة تقترح ان B عندما ينتج بالمعاملة بالبرودة يزيد بدون مساعدة درجات الحرارة المنخفضة.

التفاعل من B إلى C إلى D تحت تحكم التزامن الضوئى التفاعل من B إلى E (مادة مكونة للاوراق) يحدث تحت أى نظام ضوئى ويوصل سرعته القصوى عندما يتوقف التفاعل من B إلى C أو يثبط. فى الرسم التخطيطى لبرفز يمثل D الهرمون الزهرى و C مادة متوسطة تستطيع ان تكوّن الاطوار الاولى من مكونات الازهار. فى النجيل الربيعى أو النجيل الشتوى الذى عومل بالتبريد هناك تراكم كبير من B. تحت الضوء المستمر يتحول B إلى C ببطأ والذى يتحول بسرعة إلى D الهرمون الزهرى. إستمرار تحول C إلى D يجعل التفاعل B إلى C إلى D مستمراً رغم وجود الضوء المستمر الغير ملائم للتفاعل B إلى C. اخيراً D يصل إلى نقطة حرجة ويحدث التزهير.

نظام اليوم القصير يثبط التفاعل من C إلى D لهذا يزيد التفاعل الراجع من C إلى B إلى E يجعل النبات فى حالة نمو خضرى مستمر. هذه الحالة تستمر إلى

حين التفاعل المثبط من C إلى D أخيراً ينتج كمية حرجة من D اللازمة لانتاج الازهار. بدراسة هذا المخطط يوضح لماذا النجيل السيكالى الربيعى من نباتات اليوم الطويل ولماذا سلالة الشتاء التى عوملت بدرجة حرارة منخفضة تشبهه.

من بعض الظواهر المهمة لدراسة المعاملة بالبرودة لنبات النجيل والسكران والنباتات المشابه الاخرى هى أ- موضع المعاملة بالتبريد ب- اعتمادها على درجة الحرارة ومدة التعريض جـ- انتقال المعاملة بالتبريد خلال الطعم د- عامل السن هـ- اعكاس المعاملة بالتبريد و- إحلال الجبرلين محل المعاملة بالبرودة. سنناقش هذه الظواهر بالتفصيل فيما يلى.

موضع المعاملة بالتبريد The site of vernalization

التجارب على نباتات كثيرة من النوع التى يحتاج للمعاملة بالبرودة ومنها نبات السكران دلت على أن موضع المعاملة بالبرودة هى الاجزاء النامية. هذه أثبتتها معاملة مناطق معينة بالتبريد فى نباتات الكرافس Celery (6) والبنجر Beet (5) والاقحوانChrysanthemumملشرز Melchers (27) بعد ان تحصل على نتائج من تجاربه على تطعيم السلالات الحولية وذات الحولين لنبات السكران كذلك إستنتج ان القمة النامية فى النبات هى التى تتجاوب للمعاملة بالتبريد (16،17). فى الواقع أن قمة الساق هى موقع استلام المعاملة بالتبريد والمحفز ينتقل إلى الاجزاء الاخرى من النبات. شويب Schwabe (27) وجد ان فى نبات الأقحوان وضع القمة النامية فى الدفأ وتبريد بقية النبات ليس له تأثير على التزهير. بالاضافة برفز Purvis (22) اوضح أن القمم النامية المفصولة من الاجنة التى سبق لها إمتصاص الماء اذا اعطى لها سكر والاملاح المعدنية يمكن ان تحمل محل المعاملة بالتبريد.

لقد تحدى ولنسك Wellensiek أن القمم النامية هى فقط التى تستلم المعاملة بالبرودة. حيث اوضح أن أوراق وجذور مفصولة من نبات lunaria biennis يمكن معاملتها بالتبريد (30،31). لو عوملت هذه الاجزاء بالتبريد فان النباتات المتكونة منها تزهر. ويلنسك اجمع من تجاربه أن الخلايا القابلة للانقسام ضرورية لاستلام المعاملة بالبرودة مهمى كان موضع هذه الخلايا من النبات.

جدول 1-21 : نسبة التزهير في نباتات Lunaria beinnis متكونة من قطع الأوراق مأخوذة من نباتات لها خمسة أعمار مختلفة بعد معاملتها بالتبريد بخمسة فترات زمنية.

عمر النبات الأم بالأسابيع	معاملة بالتبريد أسبوع				
	0	8	12	16	20
6	0	0	0	0	3.6
8	0	0	0	0	21.4
10	0	0	0	7.1	25.0
12	0	0	12.5	40.7	40.6
14	0	0	7.5	18.4	40.0

After Wellenseik. 1964. Plant Physiol. 38:832.

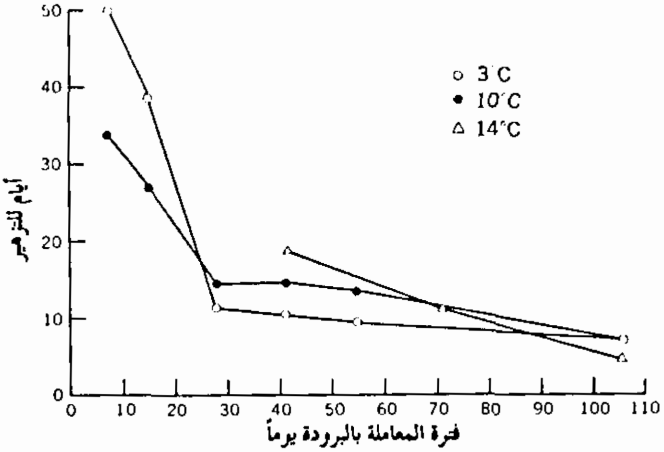
نتائج من البحوث الحديثة لويلنسك (32) على المعاملة بالتبريد لاوراق مفصولة من النبات موضحه في جدول 1-21. لاحظ كذلك من جدول 1-21 أن فترة المعاملة بالتبريد وعمر الورقة عاملان مهمان في الاستجابة بالتزهير.

اعتمادها على درجة الحرارة ومدة التعريض

Dependence on temperature and duration of exposure

بحوث لانج Lang على نبات السكران (10) وضحت العلاقة بين درجة الحرارة ووقت التعريض وتأثير هذه العلاقة على فعالية المعاملة بالتبريد. لقد عرض نبات السكران الذى يحتاج للبرودة إلى درجات حرارة مختلفة تتراوح بين 3 إلى 17°م لفترات من الزمن. بعدها أعطى النبات تزامن ضوئى مؤثّر فى 23°م إلى حين تكوين الازهار. فعالية المعاملة بالبرودة قيست بعدد الايام إلى التزهير.

وجد لانج ان درجات الحرارة من 3 إلى 17°م كلها مؤثرة اذا كان زمن المعاملة بالبرودة 105 أيام. تظهر الازهار فى 8 أيام. مع ذلك لو اختصرت فترة التبريد إلى 15 يوماً فان هناك اختلاف فى فعالية درجات الحرارة المختلفة. تحت هذه الظروف أحسن معاملة وجدت 10°م لمدة 15 يوماً، هذه المعاملة تحتاج 23 يوماً لبداية التزهير. لو زيدت مدة المعاملة بالتبريد إلى 42 يوماً فان



شكل 2-21 : العلاقة بين درجة الحرارة ووقت التعريض في إسراع التزهير في نبات السكران Hyoscyamus niger .
(After A. Lang. 1961. Der Zuchter 21:241.)

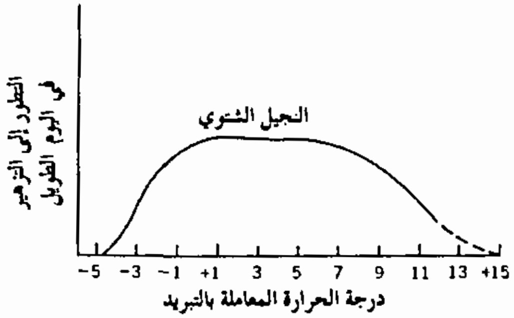
أحسن درجة حرارة وجدت مابين 3 الى 6°م وتحتاج 10 ايام لبداية التزهير. هذه العلاقة يمكن أن نراها فى شكل (2-21).

هانسل Hänsel (9) درس تأثير المعاملة بالبرودة لمدى واسع من درجات الحرارة بما فيها درجات حرارة تحت التجمد لنبات النجيل السيكالي. وجد أن المعاملة بالتبريد تحت -4°م ليس له تأثير، ولكن من هذه الدرجة إلى 14°م المعاملة بالتبريد مؤثرة. درجات الحرارة من 1 الى 7°م كلها مؤثرة فى تقريب عدد الايام للتزهير. هناك تدانى فى سرعة المعاملة بالتبريد عندما تزيد درجة الحرارة من 7 الى 15°م. هذه العلاقة يمكن أن نراها فى شكل (3-21).

من المناقشة السابقة ومن شكلى 2-21 و 3-21 أصبح واضحا أن التجاوب بالتزهير للمعاملة بالبرودة تعتمد على درجة الحرارة المستعملة وفترة المعاملة بالتبريد. أحسن إتحاد بين درجة حرارة ومدة التعريض لتجاوب أقصى بالتزهير يعين لكل نوع من انواع النبات.

تجارب التطعيم Grafting experiments

مرور حافز المعاملة بالبرودة خلال طعم وضح جيداً فى نبات السكران



شكل 3-21 : تأثير درجة الحـــرارة علـــى المعاملة بالتبريد فى النجيل الشتوى.
(After H. Hänsel. 1953. Ann. Botan. 17:417.)

ملشرز Melchers (16،17)، لو جزأ من نبات (ورقة أو ساق) السكـران المعامـل بالبرودة طعم على نبات السكران الغير معامل بالبرودة فان الأخير يزهر. السؤال يطرح نفسه هل هذا مرور الهرمون الزهرى من المعطى إلى المستقبل أو إنتقال مادة تنتج من عملية المعاملة بالبرودة؟ مع ذلك تجارب ملشرز ولانج Melchers and Lang الذى راجعهـا لانـج (11) أبعـدت الهرمـون الزهـري. لو طعـم نبـات السكران الغير معامل بالبرودة على نبات التبغ الميرلاند ماموت، نبات السكران يزهر إذا حصل أو لم يحصل نبات التبغ على دورة ضوئية مؤثرة. السكران هو المستقبل فى هذه التجربة، يستقبل حافز من نبات التبغ الذى يقود إلى التزهير. هذا الحافز لا يمكن ان يكون الهرمون الزهرى حيث أنتقل من نبات التبغ تحت دورة ضوئية غير مؤثرة أو دورة ضوئية مؤثرة. حيث ان نبات التبغ لا يحتاج إلى التبريد، الحافز أو المادة التى تنتج من المعاملة بالتبريد تكون موجودة حتى بدون المعاملة بالتبريد. ملشرز (18) سمى هذه المادة فرنلين vernalin.

التجارب السابقة الذي قاما بها ملشرز ولانـج تعطينـا بعض العلامـات علـى وجود الفرنلين. مع ذلك أمثلة تسبب المعاملة بالتبريد من المعطي إلى المستقبل قليلة العدد. زيادة على ذلك الفرنلين لم يفصل إلى حد الآن حتى في شكل غير نقي. لذلك علامات وجود الفرنلين على الاقل في شكل متحـرك تعتمـد علـى تجارب قليلة نسبيا.

عـامـل العـمـر Age factor

أحد علامات ظاهرة المعاملة بالتبريد المميزة هى العلاقـة بيـن عمـر النبـات

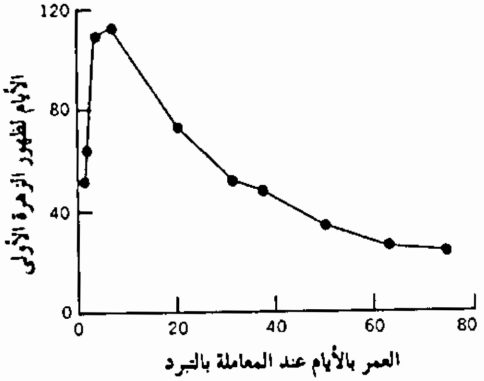
وتجاوبه للمعاملة بدرجات الحرارة المنخفضة. العمر الذى فيه النبات حساساً للمعاملة بالتبريد مختلفا اختلافا كبيراً مابين انواع النبات. مثلا فى النجيليات المعاملة فى درجات حرارة منخفضة مؤثرة فى البذور النابتة ويمكن ان تكون كذلك فى الاجنة المتطورة على النباتات الأم (12،24). شينوهارا Shinohara (28) أورد تأثير المعاملة بالتبريد الجزئى على البذور فى حالة نضوج للبازلاء والقمح الشتوى والشعير والفول والفجل المنويزى.

بعكس هذه النباتات، هناك نباتات كثيرة التى تحتاج للتبريد تحتاج فترة معينة من النمو قبل أن تصبح حساسة للمعاملة فى درجات حرارة منخفضة. لقد ذكرنا ان نبات السكران ذو الحولين يجب أن يكون فى شكله الوردى وأكمل على الاقل 10 أيام من نموه قبل أن يكون حساساً للمعاملة بالتبريد فى الحقيقة سركار Sarkar (26) أشار إلى أن أعلا حساسيه لنبات السكران لا تصل إلا عندما يصل النبات إلى 30 يوماً من نموه.

مازال فى نباتات أخرى، الحساسية للمعاملة بالتبريد تعتمد على عدد الاوراق المتكونة. مثلا فى نبات الاينوثيرا oenothera يحتاج على الاقل وجود ستة إلى ثمانية أوراق لتصبح المعاملة بالتبريد مؤثّرة (2) وفى نبات اسبراوتز brussels sprouts ثلاثون ورقة (29).

مصطلح «النضوج للتزهير» ripeness-to-flower أول من قدمه كلبس Klebs 1913 واستعمل أخيراً للاشارة إلى الوقت الذى فيه النبات حساساً للتزامن الضوئى، يمكن استعماله فى دراسة المعاملة بالتبريد. فى النباتات التى تحتاج التبريد. فترة النضوج للتزهير تصل عندما يأخذ النبات المعاملة بالتبريد. مدى النمو الخضرى كحد ادنى من الاوراق أو السلاميات يمكن استعماله فى قياس الوصول إلى فترة النضوج للتزهير من عدمه.

الحاجة إلى فترة معينة من النمو الخضرى تقترح تراكم بعض العوامل (يمكن ان يكون مستقبل حافز المعاملة بالبرودة) ضروريا للوصول للحساسية. الحقيقة أن فى نباتات كثيرة عدد أدنى من الاوراق يجب وجوده يساند هذه النظرية، حيث أن تكوين اغلب المركبات الموجودة فى النبات يرجع أصلها إلى عملية



شكل 4-21 : الحساسية للمعاملة بالتبريد لنبات Arabidopsis thaliana عند فترات مختلفة من النمو.

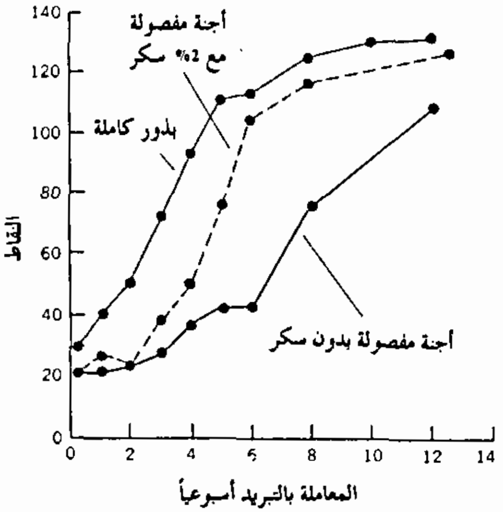
(After K. Napp-Zinn. 1960. Planta 54:409 Redrawn from A.C. Leopold. 1964. Plant growth and development. New York: McGraw-Hill.)

البناء الضوئى. فى تلك النباتات التى يمكن معاملة بدورها بالبرودة (مثل النجليات) مادتنا المقترحة يجب وجودها بكميات كافية، إما أن تكون مكتسبه من النبات الأم أو متكونة خلال نضوج الجنين.

دراسة الحساسية للمعاملة بالتبريد لنبات اربيدوبسس ثاليانا arabidosis thaliana فى فترات مختلفة من نموه أنتجت بيانات مشوقة جداً (20) بذور نبات ثاليانا حساسة جداً للمعاملة بالتبريد. هذه الحساسية تنقص كلما تطورت البادرات إلى وصول حساسية قليلة جداً فى الاسبوع الثانى من نموه. مع نمو النبات اكثر هناك تغيير كبير فى الحساسية للمعاملة بالبرودة. حساسية النبات تزيد بتقدم عمر النبات. هذه العلاقة يمكن ملاحظتها فى شكل (4-21).

يمكن تفسير فقدان الحساسية لنبات ثاليانا فى الاطوار الاولى من حياته بأن المواد الغذائية المخزونة فى البذور تستنفذ. الزيادة فى الحساسية يمكن مقارنتها مع زيادة المواد الكربوايدراتيه الناتجة من التمثيل الضوئى.

زيادة إثبات لعلاقة المواد الكربوايدراتيه فى عمليات المعاملة بالتبريد حصل عليها من معاملة أجنة النجيل السيكالى بالبروده (24). أجنة مفصولة من الاندرسبرم (المواد الغذائية المخزونة) متوفر لها السكر وأملاح معدنية تنتج نباتات كاملة. هذه الأجنه يمكن معاملتها بالبرودة. المعاملة بالبرودة تتأخر ولكنها تحدث لو نقصت المواد الكربوايدراتية (23). انظر شكل (5-21). كما اشار برفز Purvis (23) هذا لا يعنى بالضرورة أن السكر فقط يسرع من المعاملة



شكل 5-21 : التطور إلى فعالية المعاملة بالتبرد مع طول فترة المعاملة.
(After O.N. Prurvis. 1961. The Physiological analysis of vernalization. In W. Ruhland, ed., Encyclopedia of Plant physiology 16:76. Berlin: Springer.)

بالبرودة، حيث ان الكربوايدراتات الاقل فى الانتقال للجنين (مثل الهيمسيلولوز) يمكن أن تستعمل. مع أن لم يوضح تماماً إلى الآن ولكن هناك العديد من الدلائل تساند نظرية استهلاك الكربوايدراتات فى المعاملة بالتبريد. وفى الحقيقة يمكن ان تكون ضرورية لذلك.

اعكاس المعاملة بالتبريد Devernalization

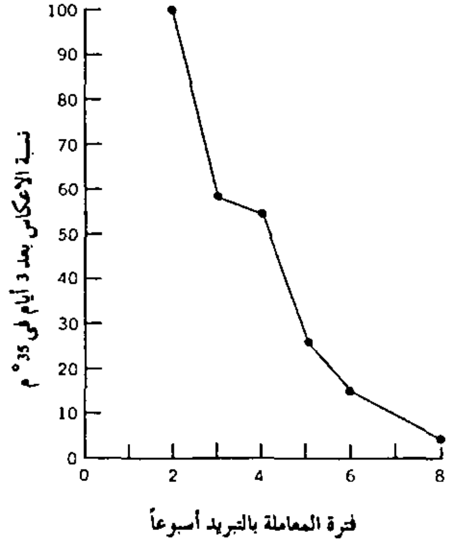
فى مناقشتنا للتزامن الضوئى رأينا كيف زيادة التزهير بالضوء الاحمر يمكن اعكاسه بالضوء الفوق الاحمر. كما هو حافز التزهير المتسبب من الضوء الاحمر يمكن اعكاسه فان حافز التزهير المتسبب من المعاملة بالتبريد يمكن اعكاسه كذلك. هذا يمكن ان يعمل فى بذور النجيل الشتوى المعامل بالبروده بتجفيف البذور وتخزينها في مكان جاف لعدة اسابيع. البذور تحتفظ بمعاملتها بالبرودة لمدة 6 أسابيع، ولكنها بعد 8 اسابيع تفقد معاملتها تقريبا بالكامل (8).

اكبر عامل مضاد للمعاملة بالبرودة هى درجات الحرارة العالية. هناك كثيراً من الحالات مسجلة فيها المعاملة بالبرودة متبوعة بدرجة حرارة عالية عدم فعالية الاولى. فى الحقيقة حتى تبادل درجات حرارة عالية مع درجات حرارة منخفضة خلال فترة المعاملة بالبرودة تضعف من حافز المعاملة بالبرودة.

البحوث القديمة على اعكاس المعاملة بالتبريد فى القمح تقول أن تأثير المعاملة بالتبريد يمكن اعكاسه تماماً لو أتبع بتعريض لدرجة حرارة حوالى 35°م. مع ذلك برفز وجريجورى Purvis and Gregory (25) وجدا ان الاعكاس الكامل فى النجيل الشتوى يمكن فقط الحصول عليه بعد فترة قليلة من المعاملة بالتبريد. زيادة مدة المعاملة بالتبريد تزيد من مقاومة النبات للإعكاس بالدرجات الحرارة العالية (شكل 6-21).

فى سلالة السكران ذو الحولين يمكن اعكاس المعاملة بالتبريد كذلك. التعريض إلى درجة حرارة عالية حوالى 35°م لمدة من الوقت تعكس تأثير المعاملة بالتبريد (13). مع ذلك لو نبات السكران المعامل بالتبريد بقى فترة 3 إلى 4 أيام فى 20°م اعكاس المعاملة بالتبريد يصبح غير ممكن.

بعد التأثير العكسى لدرجات الحرارة العالية يمكن اعادة المعاملة بالتبريد فى نباتات كثيرة. المعاملة فى درجات حرارة منخفضة مثلا فى نباتات النجيل الشتوى والبنجر والأريدبسس والسكران الخ التى سبق أن عكست فيها المعاملة بالتبريد تسبب نفس تأثير المعاملة بالتبريد لاول مرة.



شكل 6-21 : تدرج استقرار النجيل الشتوى للحرارة بزيادة فترة المعاملة بالتبريد.
(After O.N. Purvis and F.G. Gregory. 1952. Ann. Botan. 16:1.)

إحلال الجبرلين محل المعاملة بالتبريد

Substitution of gibberellin for the cold treatment

فى الفصل السابق ناقشنا تأثير الجبرلين على اطالة الساق والتزهير فى النباتات الوردية. كذلك ذكرنا أن احلال محل المعاملة بالتبريد بالجبرلين لوحظ فقط فى النباتات الوردية مثل السكران. مع ذلك فى النباتات الوردية اقترح ان الجبرلين يمكن أن يزيد من إطالة الساق وليس التزهير. بطريقة غير مباشرة من خلال زيادة طول الساق الجبرلين يمكن ان يزيد من تحكمه فى العوامل التى تقود إلى تكوين الازهار. من النباتات ذات السيقان التى تحتاج التبريد لم ينجح الجبرلين فى احلال محل احتياجها للبرودة للتزهير.

عوامل أخرى مغيرة للمعاملة بالبرودة

Other modifying factors in the vernalization process

يمكن الإعتقاد أن المعاملة بالبرودة تقريبا تعتمد على سلسلة من الخطوات البايوكيميائية التى تقود إلى إنتاج مادة نشطة، وجود الماء والاكسجين لا يمكن الاستغناء عنهما فى معاملة البذور بالبرودة. الماء لتنشيط الأنزيمات الموجودة فى البذور والاكسجين لانتاج الطاقة من التنفس.

الماء: لا يمكن أن تؤثر معاملة البذور بالبرودة إلا اذا إمتصت البذور قليلا من الرطوبة. برفز (24) أشار أن رطوبة كافية يجب وجودها لاحداث قليلا ولكن درجة من الانبات المرئي. فى النجيل الشتوى وجدت أن الماء الممتص يجب أن يكون 50% من الوزن الجاف لاحداث المعاملة بالتبريد.

الاكسجين: البذور التى تحفظ فى جوّ كامل من النيترجين مع توفر لها الماء الكافى لا تؤثر فيها المعاملة بالتبريد (8). مع أن الاحتياج من الاكسجين قليلا ولكنه ضرورياً. كذلك الاكسجين ضروريا للمعاملة بالتبريد فى النباتات الكاملة كما فى نبات السكران، للتوضح اكثر انظر مراجعة كوارد Chouard (3). فى الواقع التنفس عامل ضرورى للمعاملة بالتبريد. هذا الاستنتاج حصل على دعم

دراسة تأثير مثبطات التنفس على المعاملة بالتبريد. استجابة القمح الشتوى اختصرت كثيراً باستعمال هذه المثبطات (4).

ملخص Summary

مناقشتنا للمعاملة بالبرودة قدّمت بشكل عام، شملنا فيها كل المواضيع التى لها علاقة بقدر الامكان. الوصف العام كان مقتصراً على تلك المواضيع الاساسية للمعاملة بالتبريد. بدون شك تعرضنا لاستعراض بعض المواضيع الاقل الأهمية ولكنها مهمة فى هذه الظاهرة. مع ذلك فى مناقشتنا تعرفنا على بعض النباتات التى لا تزهر إلا اذا عرضت لفترة طويلة من درجات الحرارة المنخفضة. فى نباتات أخرى الاحتياج إلى درجات حرارة منخفضة ليس بالضرورة، ولكنها اذا عوملت تختصر الوقت للتزهير. لازال فى نباتات أخرى لا يوجد أى احتياج للمعاملة بالبرودة للتزهير.

العامل الاساس للمعاملة بالتبريد هى درجة الحرارة المنخفضة التى هى مؤثرة فى غياب الاكسجين والماء وكمية كافية من الكربوايدراتات اللازمة لعملية التنفس. عندما يعامل النبات بالبرودة يمكن اعكاس هذه المعاملة بدرجات حرارة عالية وفى حالات أخرى يمكن اعادة معاملتها بالتبريد بتعريضه أخرى لدرجة حرارة منخفضة.

كما هو فى التزامن الضوئى توجد مسافة طويلة بيننا وبين فهم المعاملة بالتبريد. المعالجة الطبيعية التى تقود الى المعاملة بالتبريد للنبات أو الجزأ الاكبر منها اصبح واضحاً. مع ان البحث البايوكيميائى للعملية متأخراً. فهم مستقبل حافز المعاملة بالتبريد والتعرف على المكونات الداخلة فى سلسلة التفاعلات التى تقود إلى تخليق المادة النشطة مسائل تحتاج للبحث. الدور البايوكيميائى للجبرلين والفرنلين والفلورجين (الهرمون الزهري) يحتاج للتوضيح. إجابة مسائل كهذه صعبة ولكنها ممكنة الوصول إليها. لو أخذنا فى الحسبان تقدم العلم الحديث يمكننا ان نصل إلى هذه الاجابة فى اسرع مما نتصور.

REFERENCES

1. Bonner, J., and A. W. Galston. 1952. *Principles of plant physiology*. San Francisco: W. H. Freeman.
2. Chouard, P. 1952. Les facteurs du milieu et les mécanismes régulateurs du développement des plantes horticoles. *Rep. Intern. Hort. Congr.* 13:17.
3. Chouard, P. 1960. Vernalization and its relations to dormancy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:191.
4. Chouard, P., and P. Poignant. 1951. Recherches préliminaires sur la vernalisation en présence d'inhibiteurs de germination et de respiration. *Compt. Rend. Acad. Sci.* (Paris) 23:103.
5. Chroboczek, E. 1934. A study of some ecological factors influencing seed-stalk development in beets (*Beta vulgaris* L.). *Mem. Cornell Agr. Expt. Sta.* 154:1.
6. Curtis, O. F., and H. T. Chang. 1930. The relative effectiveness of temperature of the crown as contrasted with that of the rest of the plant upon flowering of celery plants. *Am. J. Botan.* 17:1047.
7. Gott, M. B., F. G. Gregory, and O. N. Purvis. 1955. Studies in vernalization of cereals. XIII. Photoperiodic control of stages in flowering between initiation and ear formation in vernalized and unvernalized Petkus winter rye. *Ann. Botan.* 19:87.
8. Gregory, F. G., and O. N. Purvis. 1938. Studies in the vernalization of cereals. III. The use of anaerobic conditions in the analysis of the vernalizing effect of low temperature during germination. *Ann. Botan.* 2:753.
9. Hänsel, H. 1953. Vernalization of winter rye by negative temperatures and the influence of vernalization upon the lamina length of the first and second leaf in winter rye, spring barley, and winter barley. *Ann. Botan.* 17:417.
10. Lang, A. 1951. Untersuchungen über das Kältebedurfinis von zweijährigem *Hyoscyamus niger*. *Der Zuchter.* 21:241.
11. Lang, A. 1952. Physiology of flowering. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 3:265.
12. Lang, A. 1961. Auxins in flowering. In W. Ruhland, ed., *Encylopedia of plant physiology* 14:909. Berlin: Springer.
13. Lang, A., and G. Melchers. 1947. Vernalization und Devernalization bei einer zweijährigen Pflanze. *Z. Naturf.* 2b:444.
14. Leopold, A. C. 1964. *Plant growth and development*. New York: McGraw-Hill.
15. McKinney, H. H. 1940. Vernalization and the growth-phase concept. *Botan. Rev.* 6:25.
16. Melchers, G. 1936. Versuche zur Genetik und Entwicklungsphysiologie der Blühreife. *Biol. Zbl.* 56:567.
17. Melchers, G. 1937. Die Wirkung von Genen, tiefen Temperaturen und blühenden Pfropfpartnern auf die Blühreife von *Hyoscyamus niger* L. *Biol. Zbl.* 57:568.
18. Melchers, G. 1939. Die Blühhormone. *Ber Dtsch. Botan. Ges.* 57:29.
19. Melchers, G., and A. Lang. 1948. Die Physiologie der Blütenbildung. *Biol. Zentr.* 67:105.
20. Napp-Zinn, K. 1960. Vernalisation, Licht und Alter bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. I. Licht und Dunkelheit wahrend Kalte- und Warmebehandlung. *Planta* 54:409.
21. Purvis, O. N. 1934. An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to length of day. *Ann. Botan.* 48:919.

22. Purvis, O. N. 1940. Vernalization of fragments of embryo tissue. *Nature* 145:462.
23. Purvis, O. N. 1947. Studies in vernalization of cereals. X. The effect of depletion of carbohydrates on the growth and vernalization response of excised embryos. *Ann. Botan.* 11:269.
24. Purvis, O. N. 1961. The physiological analysis of vernalization. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of plant physiology* 16:76. Berlin: Springer.
25. Purvis, O. N., and F. G. Gregory. 1952. Studies in vernalization of cereals. XII. The reversibility by high temperature of the vernalized condition in Petkus winter rye, *Ann. Botan.* 16:1.
26. Sarkar, S. 1958. Versuche zur Physiologie de Vernalisation. *Biol. Zentralbl.* 77:1.
27. Schwabe, W. W. 1954. Factors controlling flowering in the chrysanthemum. IV. The site of vernalization and translocation of the stimulus. *J. Exptl. Botan.* 5:389.
28. Shinohara, S. 1959. *Genecological studies on the phasic development of flowering centering on the* Cruciferous *crops, especially on the role of vernalization on ripening seeds*. Shizuoka Prefecture Agr. Expt. Sta. Tech. Bull. 6:1.
29. Stokes, P., and K. Verkerk. 1951. Flower formation in Brussels sprouts. *Mededel. Landbouwhogeschool Wageningen* 50:141.
30. Wellensiek, S. J. 1961. Leaf vernalization. *Nature* 192:1097.
31. Wellensiek, S. J. 1962. Dividing cells as the locus for vernalization. *Nature* 195:307.
32. Wellensiek, S. J. 1964. Dividing cells as the prerequisite for vernalization. *Plant Physiol.* 39:832.

الفصل الثانى والعشرون

السكـون Dormancy

مـقـدمـة Introduction

عامة معظمنا يعتقد أن نمو النبات عملية مستمرة من الانبات إلى الموت. مع ذلك معظم النباتات تشهد فترة فى دورة حياتها عندها يتوقف فيها النمو مؤقتا، أو على الاقل يبطأ إلى نقطة لا يمكن أن يرى بالعين المجردة. من الملفت للنظر أن هذا الوضع يلاحظ عامة فى البذور والبراعم، اجزاء النبات التى لها علاقة بتكاثر النبات أو استمرارية تطوره.

النمو يمكن أن يتوقف بسبب العوامل البيئية الغير ملائمة مثل نقصان الماء. مثلا البذور لا تنبت تحت عوامل الجفاف ولكنها تنبت بسرعة إذا أمتصت الماء. كذلك يمكن أن يتوقف النمو بسبب تركيز بعض مثبطات النمو، أو يمكن يسببه مكانكيا مجرد وجود تركيبات مغطية قوية لا تسمح بزيادة النمو. وجود أغشية أو قصرة البذور غير نفادة للماء أو للأكسجين يمكن كذلك ان تمنع النمو. أخيراً بذور وبراعم كثيرة تحتاج لعوامل خاصة من الضوء ودرجة الحرارة حتى تبدأ الانبات.

هناك فرق مابين ايقاف النمو بسبب نقصان بعض العوامل الخارجية الضرورية (مثل الماء) وإيقاف النمو بسبب عوامل داخلية مثل وجود مثبط للنمو. مثلا البذور لا تنبت إلا فى وجود الماء. إيقاف النمو بسبب نقصان بعض العوامل الخارجية الضرورية تسمى السكون. مع ذلك كثير من البذور والبراعم لا تستطيع النمو حتى فى وجود الماء بسبب عوامل داخلية فى هذه الحالة تسمى حالة توقف rest stage. استعمال هذين المصطلحين تسبب الارباك ولا تساعد فى شيء وحيث أن النتيجة إيقاف النمو growth suspension واحدة لا يوجد أى سبب لماذ لا نشمل الإثنين تحت مصطلح واحد وهو السكون.

ميزات السكون Advantages of dormancy

فى المناطق المتعدلة هناك فروق موسمية كبيرة فى درجات الحرارة تتراوح مابين 100° ف فى منتصف الصيف إلى تحت الصفر فى منتصف حرارة الشتاء. من الواضح أن معظم النباتات لاتستطيع أن تعيش في درجة حرارة الشتاء المنخفضة في حالة نمو خضرى أو نمو زهرى. لذلك فى كثير من النبات السكون فى البذور والبراعم يبدأ فى بداية البرودة فى فصل الشتاء، سامحاً للنبات أن يمر الشتاء بدون أو بقليل من الضرر. فى مناطق الجنوب من الولايات المتحدة وكندا مثلا غزو الشوفان البرى يسبب مشكلة خطيرة بسبب قدرة البذور على الحياة خلال فصل الشتاء فى حالة سكون وبعدها تنبت فى الربيع التالى. وبالعكس بذور بعض الاعشاب الضارة الاخرى لها فترة سكون قصيرة وتنبت فى الخريف وتموت خلال فصل الشتاء القاسى الذى هو صفة من صفاة مناطق الوسط الغربى الشمالى فى الولايات المتحدة الامريكية northern midwest areas.

أهمية السكون فى النباتات النامية فى المناطق الجافة واضحة. بالتأكيد اهميتها للنبات لو أوقف الانبات والنمو عندما تسقط كمية قليلة من المطر فى هذه المناطق. البذور الباقية فى حالة سكون ولكنها حية إلى حين وجود كمية كافية من الماء لها فرصة كبيرة من المعيشة. والمثال الاكثر غرابة لأهمية السكون فى تكيف النبات مع البيئة الجافة يمكن ايجاده فى دراسة شجيرة الكويول quayule. فى هذا النبات القشرة المحاطة بالبذرة تحتوى على مادة مثبطه للانبات تجعل البذور فى حالة سكون. مع ذلك فى حالة سقوط المطر الغزير يحدث تخفيف لهذا المثبط ويسمح للانبات.

وعند الحديث على اهمية السكون يجب علينا ذكر كيف عدم نفاذية قصرة البذرة للماء تساعد فى الحفاظ على نوع النبات. هذا النوع من قصرة البذور موجود فى بعض انواع اللبلاب convolvulus النامية فى بعض المناطق الجافة. حتى تمتص هذه البذور الماء وتنبت يجب ان تكسر قصرتها. مع ذلك النفاذية للماء تحدث بالتدريج على فترة طويلة من الزمن. الميزة هنا أنه لا يمكن حدوث انبات جميع البذور فى وقت واحد، ولكن عدد معين ينبت كل سنة. لهذا لا

يمكن أن ينتهى جميع هذا النوع من النبات خلال طور البادرات الحساس للعوامل البيئية الغير ملائمة.

السكون فى النبات له منفعة ومضار للانسان. فترة السكون المؤقتة فى كثير من بذور النجيل تسمح للحصاد والتخزين واخيراً الإستعمال كغذاء. لولا هذا هذه البذور يمكن ان تنبت فى الحقل ولا يمكن استعمالها. مع ذلك قدرة بعض بذور الاعشاب للبقاء فى حالة سكون لعدة سنوات فى التربة يسبب إزعاجا كبيراً. خلال حرث الأرض، السكون فى كثير من هذه البذور ينتهى سامحاً لها فى منافسة المحاصيل الاقتصادية المزروعة فى الارض. القضاء أو حتى التحكم فى كثير من هذه الاعشاب تقريبا غير ممكن. لا يمكن ايجادها كلها فى نفس الوقت فى حالة بادرات حساسة أو فى حالة نمو خضرى. مع أن بعضها أنبتت بسبب تحريك الارض فى الحراثة. هناك دائما بعض البذور التى تبقى فى حالة سكون فى التربة. لذلك كل سنة يواجه الفلاح نفس المشكلة إنبات بعض وليس كل بذور الاعشاب يستطيع أن يقضى على تلك التى أنبتت وليس له أى تحكم فى البذور الباقية فى حالة سكون فى التربة.

السكون فى البذور Seed dormancy

عملية الانبات يمكن تعريفها بسلسلة الخطوات من امتصاص الماء والتى تقود إلى تمزيق القصرة بالجدير (الجذر الجنينى) أو الريشة. انقسام الخلايا وتوسعها فى الجنين والزيادة العامة فى نشاط التحول الغذائى تصاحب هذه الخطوات. مع أن الانبات الحقيقى يبدأ قبل تمزيق القصرة بكثير فان الانبات يقاس فى العادة بظهور الجدير أو الريشة من القصرة. ايقاف أى خطوة من الخطوات التى تقود إلى الانبات يمكن والمؤكد يسبب حالة سكون. سأقتصر على العوامل المختلفة المسببة للسكون والطرق المختلفة لانهاء السكون.

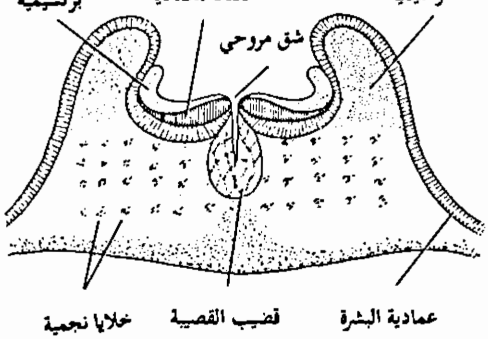
انبات البذور يمكن ان يتوقف بغياب بعض العوامل الخارجية التى هى ضرورية لحدوث هذه العملية. لذلك فى غياب الماء أو درجة الحرارة المناسبة

أو الخليط المناسب من الغازات يتوقف الانبات. مع ذلك بذور كثيرة يمكن ايجادها فى عوامل مهيئة للانبات ولكنها لا تنبت. هذه بسبب بعض العوامل الداخلية. يمكن ان تكون القصرة القوية الغير نفاذة للماء أو الغازات أن تقاوم نمو الجنين. أو عدم نضوج الجنين أو احتياجه لفترة بعد النضوج أو الاحتياج لاضاءة معينة أو درجة حرارة معينة أو وجود مادة تمنع الانبات.

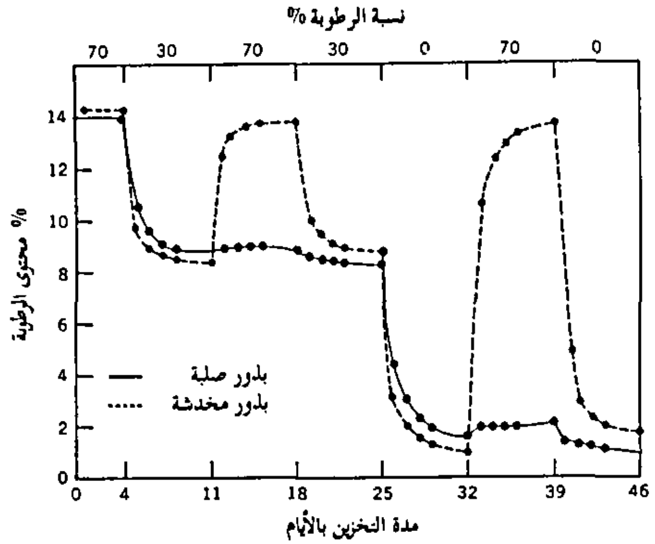
القصرة القوية Hard seed coat

كما ذكر سابقا القصرة يمكن أن تسبب السكون بثلاثة طرق 1- بحرمان البذرة من الماء 2- بحرمان البذرة من الغازات 3- بمقاومة نمو الجنين

حرمان البذرة من الماء Depriving the seed of water : نباتات كثيرة تنتج بذور ذات قصرة قوية غير نفاذة للماء. فى هذا المجال العائلة البقولية leguminosae لها اكبر عدد من الانواع (18). زيادة على ان بذور البقوليات لها قصرة قوية كذلك لها غطاء خارجى شمعى (31). بعض هذه البذور غير نفاذة تماماً للماء. عامل قوة القصرة فى البذور عاملا وراثيا. مع ذلك على الاقل فى حالة واحدة قوة القصرة تحددها عوامل خارجية. كروكر Crocker (11) لاحظ بذور القرنفل الابيض الحلو wahite sweet clover تكون قصرتها قوية عندما تنضج خلال فصل ساخن جاف، ولكنها غير قوية عندما تنضج خلال جوّ ممطر.



شكل 22-1 : رسم تخطيطى لبذرة شجرة الترمس lupine يوضح الجزأ الأوسط من الصرة hiluin والأنسجة الملاصقة.
(After E.O. Hyde. 1954. Ann. Botan. 1:241.)



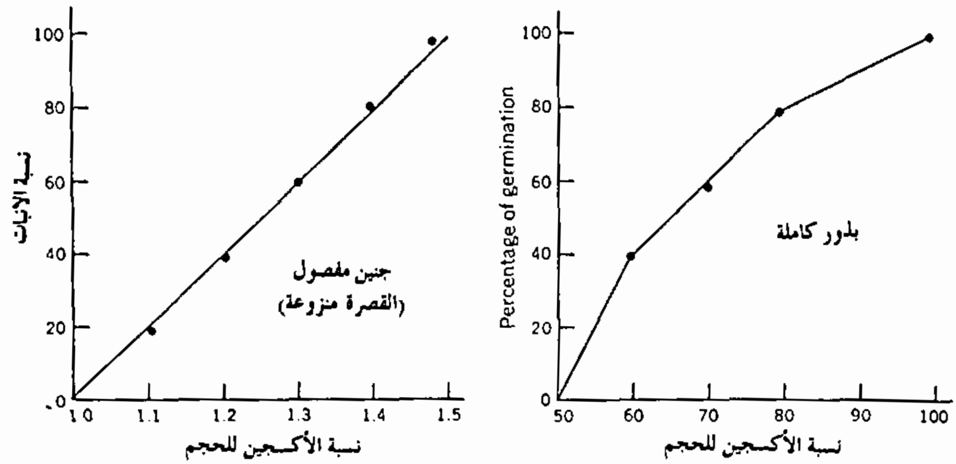
شكل 2-22 : التغير فى المحتوى المائى لبذور القرنفل الأبيض متنقلة مرّة بعد الأخرى إلى حجرات تحتوى على نسب مختلفة من الرطوبة النسبية.
(After E.O. Hyde. 1954. Ann. Botan. 18:241.)

هايد Hyde (25) فى دراسة لبعض بذور البقوليات وصف طريقة جيدة للتحكم فى الماء الداخل إلى البذور. فى بعض بذور البقوليات (مثل lupinus arboreus) الماء يدخل فقط من النقير hilum. هايد وجد أن امتصاص الماء بهذه البذور يتحكم فيه نسيج هيجروسكوبى يتكون من شق hilar fissure (شكل 1-22). عندما تكون الرطوبة النسبية عالية النسيج ينتفخ ويقفل الشق لمنع امتصاص الماء، وعندما تكون الرطوبة النسبية منخفضة ينفتح الشق ليسمح للبذرة أن تجف.

هذا يعنى جفاف البذرة لابد الحدوث، تحت هذه الظروف يمكن التأكد منها بقياس المحتوى المائى لبذور القرنفل الأبيض معامل القصره scarified والغير معامل unscarified بعد تعريضها إلى درجات رطوبة مختلفة. هذه البذور لها نفس طريقة تحكم امتصاص الماء كما فى بذور الترمس. المحتوى المائى للبذور التى قصرتها لم تعامل لن تزيد عند نقلها من نسبة رطوبة منخفضة إلى عاليه وتنخفض عند تنقل البذور من نسبة رطوبة عالية إلى منخفضة. المحتوى المائى للبذور الذى عوملت

قصرتها بالعكس تزيد وتنقص بالنسبة للمعاملة بالرطوبة كما يتوقع من بذور نفاذة للماء. معاملة القصرة scarification تجعل القصره نفاذة للماء و، أو الغازات. العلاقة المذكورة اعلاه موضحة فى شكل (22-2).

حرمان البذرة من الغازات Depriving the seed of gases : من الغريب أن بذور كثيرة نفاده للغازات (31). المثال المعروف لعدم النفاذية هذه هو الزنتيوم xanthium. فى ثمرة bur الزنتيوم هناك بذرتين أحدها فى الجانب العلوى وتسمى البذرة العلوية والاخرى فى الجانب السفلى وتسمى البذرة السفلية. كروكر Crocker (10) وجد ان قصرة البذرتين نفاذه للماء وأن البذرة السفلية تنبت بسرعة تحت ظروف عادية من الرطوبة ودرجة الحرارة. البذرة العلوية لا تنبت تحت هذه الظروف إلا اذا كان القصرة تقبت أو نزعت. مع هذا لو البذرة العلوية وضعت تحت نسبة عالية من الاكسجين فانها تنبت بسرعة. أجمع كروكر أن قصرة البذرة العلوية تحدد دخول الاكسجين إلى الجنين إلى حد عدم وصول الحد الادنى من الاكسجين اللازم للانبات. تعرض البذور لتركيزات عالية من الاكسجين يتغلب على توقف الانبات. بحوث اخيراً قام بها شل Shull (44، 45) وتورنتن thornton (48) اوضحا دقة ملاحظة كروكر. لقد شرحا بوضوح أن الجنين العريان من البذرة العليا والسفلى يحتاج إلى كمية أقل من الاكسجين من البذرة الكاملة، وبزيادة درجة الحرارة تقل احتياجها من الاكسجين. الجنين العريان من البذرة العليا يحتاج 1.5% O_2 فى 21°م و 0.9% O_2 فى 30°م لاعطاء 100% انبات. عندما تترك البذرة العليا كاملة احتياجها من الاكسجين يزيد بكمية كبيرة حتى تنبت. تحتاج إلى اكسجين صافى فى 21°م و 80% اكسيجين فى 30°م لتعطى 100% انبات. بعض نتائج تورنتن موضحة فى شكل 22-3. لم يوضح إلى حد الآن ما اذا كان تحديد كمية الاكسجين بقصرة البذرة تؤخر التحول الغذائى لدرجة تمنع الانبات، وإلا تركيزات عالية من الاكسجين لها مهام أخرى التى تزيد من الانبات. مثلا ويرنج وفودا Wareing and Foda (61) يعتقدا أن تركيزات مرتفعة من الاكسجين تسبب تأكسد مثبط موجود فى البذرة العليا ولهذا يسمح للانبات.



شكل 3-22 : تأثير الأكسجين على إنبات بذور الزنثيوم العلوية. درجة الحرارة 21°م لاحظ الفرق الكبير فى الاحتياج للأكسجين للإنبات مابين الجنين والبذور الكاملة.
(Data from N.C. Thornton. 1935. Contri. Boyce Thompson Inst. 10:201.)

مقاومة نمو الجنين Mechanically restricting the growth of the embryo : القصرة يمكن ان تكون نفاذة للماء والاكسجين ولكنها تؤثر فى حالة السكون فى البذرة. مثلا بذور نبات الأمرنتس pigweed (amaranthus retroflexus) لها قصره نفاذة للماء والاكسجين ولكنها قوية تقاوم زيادة الجنين (32). هذه البذور احيانا تبقى فى حالة سكون ولكنها حية لعدة سنوات.

عندما يمنع الانبات بمقاومة القصرة لنمو الجنين أو عدم نفاذيتها للماء أو الاكسجين، ممكن انهاء حالة السكون بمعاملة القصرة scarification. هذا المصطلح استعمل لتعريف معاملة القصرة لتصبح نفاذة للماء و أو الاكسجين أو إضعاف القصرة حتى لا تقاوم نمو الجنين. المعاملة ممكن تعمل بعدة طرق يمكن تقسيمها إلى قسمين عامين (1) المعاملة المكانيكية mechanical scarification و (2) معاملة كيميائية chemical scarification. المعاملة الميكانيكية للبذور ذات القصرة الصلبة تتأثر بأى معاملة التى تشق أو تخدش القصرة مثل رج البذور مع أى مادة حكاكة (مثل الرمل) أو تجريح أو ثقب القصرة بسكين. الشقوق أو الجروح الناتجة من هذه المعاملة تزيد الانبات بنقصان مقاومة القصرة لأخذ الماء و أو الاكسيجين ونمو الجنين.

المعاملة الكيميائية كذلك مؤثرة فى انهاء السكون المسبب بالقصرة. اغماس البذور فى حامض مركز مثل حامض الكبريتيك أو فى المذيبات العضوية مثل الاسيتون أو الكحول ينهى هذا النوع من السكون. حتى الماء المغلى يمكن ان يكون معاملة مؤثرة فى هذه الحالة. كما هو فى المعاملة الميكانيكية، المعاملة الكيميائية تنهى السكون باضعاف القصرة.

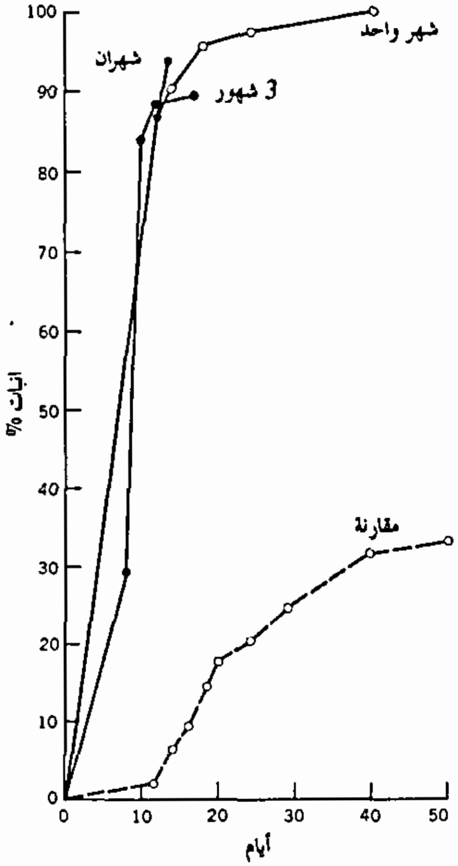
عدم نضوج الجنين Immature embryo

عدم انبات البذور يمكن أن يكون نتيجة لتطور جزئى للجنين. الانبات يحدث فقط عندما يكمل تطور الجنين، هذا يمكن حدوثه خلال أو قبل عملية الانبات (31). السكون بسبب عدم نضوج الجنين يمكن ايجاده فى العائلة الاركيدية orchidaceae والعائلة البيضاوية ovobancheae وبعض انواع الدريدار fraxinus والحوذان ranunculus، السكون بسبب عدم نضوج الجنين يمكن انهائها فقط بالسماح للجنين لانهاء تطوره داخل البذرة فى عوامل مهيأة للانبات.

ما بعد النضوج After ripening

عدد كبير من النباتات تنتج بذور لا تنبت فى الحال، ولكنها تنبت بعد فترة من الزمن تحت ظروف ملائمة للانبات. عامل معتمد عليه الانبات فى هذا النوع من البذور هو فترة ما بعد النضوج. فى الطبيعة يحدث ما بعد النضوج خلال الفترة مابين سقوط البذرة فى الارض فى الخريف وانباتها فى الربيع التالى. خلال هذا الوقت البذور تكون مغطاة بالاوساخ وثلج الشتاء.

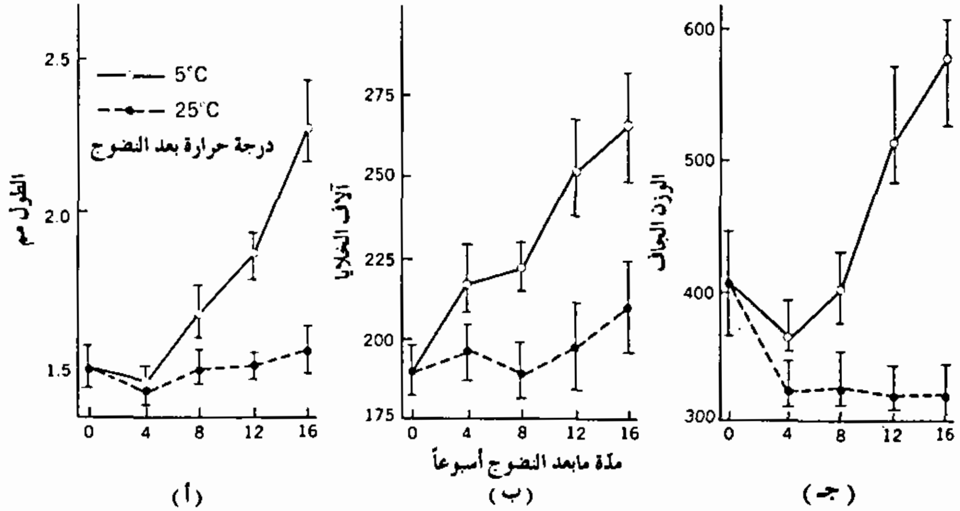
بعد النضوج يحدث لبعض الانواع خلال فترة التخزين الجاف ولأنواع أخرى الرطوبة ودرجة الحرارة المنخفضة ضروريان، الاخيرة تسمى التبريد الرطب stratification. التبريد الرطب يحدث فى الطبيعة عندما تسقط البذور فى الخريف ثم تغطى بالتربة الباردة والاوساخ والثلج. الانسان تعلم كيف ينقل ويطور ما فى الطبيعة بهذا الخصوص باختراع طرق للتبريد الرطب الصناعى. فى التبريد الرطب الصناعى طبقات من البذور بينها طبقات من تربة الاسفاقنم sphagnum soil الرطبة أو مادة أخرى مناسبة وتخزن فى درجة حرارة منخفضة.



شكل 4-22 : تأثير المعاملة بالبرودة فى 5°م لمدة 1، 2، 3 أشهر على إنبات بذور الصنوبر Pinus rigida .
(After W. Crocker. 1948. Growth of Plants. New York: Reinhold.)

تأثير التبريد الرطب الصناعى على انبات بذور الصنوبر pinus rigida يمكن ملاحظتها فى شكل 4-22.

لأن العديد من الباحثين اشاروا إلى فترة عدم النضوج كسكون أو فترة كمون. المضمون أن لا يحدث أى شيء فى الجنين خلال هذه الفترة. بعد ذلك دراسات كثيرة أوضحت ان نشاطات فسيولوجية كثيرة يمكن ملاحظتها خلال ما يسمى مابعد النضوج أو فترة السكون (37، 39). تأثير فترة مابعد النضوج ودرجة الحرارة على نمو الجنين فى بذور الكرز cherry يمكن ملاحظتها فى شكل 5-22.



شكل 5-22 : تأثير وقت درجة حرارة مابعد النضوج على النمو والوزن الجاف للجنين فى بذور الكرز cherry (أ) طول الجنين، (ب) عدد الخلايا للجنين، (جـ) الوزن الجاف للجنين. الخطوط العمودية تمثل الفروق (زيادة أو نقصان) من المتوسط.

(After B.M. Pollock and H.O. Onley. 1959. Plant Physiol. 34:131.)

احتياجات معينة من الضوء Specific light requirements

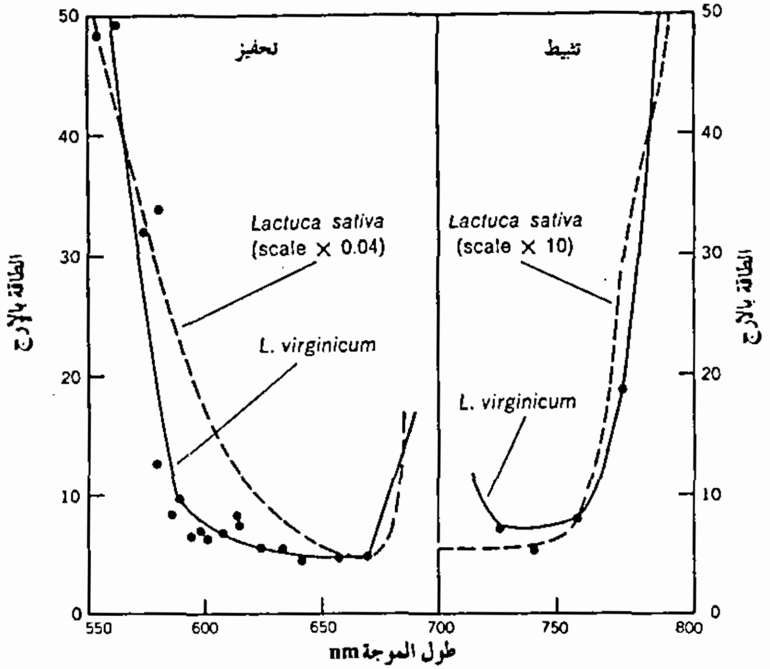
تختلف البذور اختلافا كبيراً فى تأثر انباتها بالضوء. بعض البذور حاجتها ضرورية للضوء لحدوث الانبات. فى بذور أخرى تعرضها للضوء تمنع انباتها، وما زال فى آخرى الانبات له علاقة بالتزامن الضوئي، أى ان التغير فى فترات الضوء والظلام. هذا كله يمكن ان يصبح اكثر تعقيداً بالحقيقة ان درجة الحرارة يمكن أن تتفاعل مع الضوء فى انبات كثير من البذور.

كما هو فى معظم البحوث عندما يكون الضوء عامل مساعد، يبحث عن التأثير الاحسن من مختلف اطوال الموجات. تأثير مختلف الالوان من الضوء لزيادة ونقصان الانبات فى بذور السلاطة grand rapids lettuce (6) والفلفل (55) pepper حصل عليها تصف أن الضوء الاحمر يزيد (حد أقصى 660 mμ) والضوء الفوق الاحمر ينقص الانبات (حد اقصى 735 mμ). مجموعة دراسات قام بها علماء حكومة بتزفيل ميرلاند قدمت دليل على وجود نظام صبغي يمتص فى هذه الموجات. الصبغة سميت فيتوكروم phytochrome. تأثير الوان الطيف فى زيادة

ونقصان انبات بذور السلاطة والفلفل موضح فى شكل 6-22.

مناقشة مستفيضة لتأثير الضوء على انبات البذور أوسع من أن تحتويه فى هذا الكتاب. حيث أن كمية كبيرة من هذه الدراسة أجريت على بذور السلاطة grand rapids ستكون ميزة لنا لمناقشة النتائج المهمة للبحوث ونذكر البحوث الاخرى عندما تكون زيادة أو متغيرة من هذه النتائج.

تأثير الإمتصاص Effect of imbibition : بورثويك Borthwick ومن معه (7) وجدوا ان إستجابة بذور السلاطة للضوء يمكن تغييره بالفترة الزمنية التى تسمح فيها البذور لإمتصاص الماء قبل تعريضها للضوء. زيادة الإنبات بالضوء الاحمر تزيد بزيادة وقت التعريض إلى 10 ساعات حيث المنحنى يستوى. مع ذلك لو البذور سمح لها بالامتصاص لمدة 20 ساعة إستجابة الانبات تنقص. بالعكس تأثير الضوء



شكل 6-22 : تأثير ألوان الطيف بزيادة ونقصان إنبات بذور Lepidium virginicum و Lectua sativa إلى 50%.

(After E.H. Toole et al. 1956. Ann. Rev. Plant Physiol. 7:299. Redrawn from E.H. Toole. 1959. Am. Assoc. Advan. Sci; Washington, D.C 55:89.)

الفوق الأحمر المثبط يبدو أنه ينقص بزيادة فترة الامتصاص قبل التعريض إلى 10 ساعات. ومع هذا حساسية بذور السلاطة للضوء الفوق الاحمر تزيد عندما تمتص البذور الماء لاكثر من 20 ساعة.

التأثير المعاكس Reversible effect : الواقع أن تحفيز وتثبيط الانبات بالضوء الاحمر والضوء الفوق الأحمر يمك إعكاسه. مكتشف هذا بورثويك ومن معه (6). لقد وجدوا أن تحفيز انبات بذور السلاطة بالضوء الاحمر يمكن إعكاسه إذا إتبع مباشرة بالضوء الفوق الاحمر. لو عوملت البذور مرة أخرى بالضوء الاحمر فان الانبات يزيد. بمعنى آخر أن هذا النظام يمكن اعكاسه عدة مرات. آخر معاملة تحدد استجابة البذور (جدول 22-1).

هذا التأثير المعاكس لتأثير معاملات الضوء الاحمر والضوء الفوق الاحمر على الانبات وجد كذلك فى بذور الفلفل (55) وبعدها فى عدة بذور (30،62،63). نظام الضوء الاحمر والضوء الفوق الاحمر النشط فى بذور السلاطة يشابه وتقريبا مطابق الضوء الاحمر والفوق الاحمر لنظام الفيتوكروم

جدول 22-1 : تحفيز وتثبيط الانبات بالضوء الأحمر (R) والضوء الفوق الأحمر (I). البذور عرضت للضوء فى 25°م ثم سمح لها بالانبات في 20°م.
لاحظ إعكاس المعاملات المختلفة.

الاضـــاءة	الانبات في 20°م %
R	70
I—R	6
R—I—R	74
I—R—I—R	6
R—I—R—I—R	76
I—R—I—R—I—R	7
R—I—R—I—R—I—R	81
I—R—I—R—I—R—I—R	7

(Reprinted from "Action of Light on Lettuce-seed Germination" by H.A. Borthwick, S.B. Hendricks, E.H. Toole, and V.K. Toole, Botanical Gazette 115:102 by permission of The University of Chicago Press. Copyright 1954.

الذى وجد نشط فى تزهير بعض النباتات، وزيادة اقراص اوراق الفول وتعريض البادرات للضوء وانفتاح مخطاف بادرات الفـول. أن التفاعـل العـكسى للضوء الاحمر والضوء الفوق الاحمر تتحكم فيـه صبغات الفيتوكروم. الفيتوكروم هو تفاعل ضوئـى بحث اوضح هذا إكومـا وثايمـان Ikuma and thimann (27) لقـد اوضحا ان التفاعل مستقل عن درجة الحرارة والاكسجين.

عامل الوقت Time factor : لنحصل على اعكاس تام لتأثير الضوء الاحمر يجب ان يتبع مباشرة بالضوء الفوق الاحمر، لو الضوء الفوق الاحمر تأخر يقل تأثيره فى تثبيط الانبات. تول ومن معه Toole et-al (52) وجدوا أن بذور السلاطة لا تتأثر للضوء الفوق الاحمر لو مرت 12 ساعة بعد التعريض للضوء الاحمر. تقريبا هذا الوقت يكون فيه العمليات التى تقود للإنبات وصلت مرحلة متقدمة ولا يمكن إعكاسها.

تأثير درجة الحرارة Temperature effect : كما ذكرنا سابقا تحكم الضوء فى انبـات البذور فى حالات كثيرة لها علاقة بدرجة الحرارة. يمكن ملاحظة هذا فى جدول 22-2 الذى يوضح نقصان فى الحساسية للضوء بزيادة درجة الحرارة فوق 25°م (51). فى الواقع أن تحفيز الانبات بالضوء الاحمر يمكن اعكاسه بالحرارة كما يمكن اعكاسه بالضوء الفوق الاحمر.

مثال أكثر تعقيداً لعلاقة الضوء بدرجة الحرارة فى إنبات بذور الفلفل (lepidium virginicum). يمكن الحصول على درجة قصوى من الانبات إذا حفظت البذور فى درجة حرارة باردة قبل التعريض للضوء الأحمر، وبعد التعريض تحفظ البذور في درجة حرارة عالية نسبياً لمدة من الزمن(55). يمكن ملاحظة هذه العلاقة في جدول 22-3.

الاحتياج إلى درجة حرارة معينة Specific temperature requirements

بمناقشة العوامل المختلفة لإنبات البذور ذكرنا عدة مرات أهمية درجة الحرارة فى زيادة أو انهاء السكون. بذور كثيرة تحتاج لفترة تبريد فى حالة رطبة للحصول على انبات عالى. التبريد الطبيعى والصناعى يفى بهذا الغرض. بعد المعاملة بالتبريد الانبات يحدث فى أغلب الاحيان فى درجة حرارة حوالى 20°م.

فى بعض البذور الاحتياج للتبريد يتغير بعمر البذرة. مثلا بذور الخردل brassica juncea تحتاج قطعيا للمعاملة بالبرودة بعد الحصاد مباشرة، هذا الاحتياج ينقص بزيادة عمر البذرة (54). بعد الحصاد مباشرة 97% انبات يحدث فى 10 أو 15° م، و 63% فى 20° م و 8% فقط فى 25° م. مع ذلك بعد 3 اسابيع 95% من البذور تنبت فى 25° م. حساسية البذور إلى درجات الحرارة العالية تختلف اختلافا كبيراً. فى بعض يمكن أن تبقى لمدة طويلة، بينما فى الاخرى كما فى حالة B. juncea تفقد الحساسية بعد 3 اسابيع. فى بذور كثيرة تبادل درجات الحرارة تعطى حداً اقصى من الانبات. فى

جدول 22-2 : تأثير درجة الحرارة على تحكم الضوء في إنبات البذور لنوعين من بذور السلاطة بعد تعريض البذور للضوء أو الظلام.

نوع البذور ودرجة حرارة الانبات	إنبات البذور % تحت	
	الضوء الأحمر	الظلام
White Boston		
10	99	95
15	99	78
20	98	57
25	1	0
Grand Rapids		
15	94	52
20	96	40
25	96	10
30	1	0

(After E. H. Toole. 1959. P.89. In R. B. Withrow (ed.), Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals. American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C. 55.89.

جدول 22-3 : علاقة الضوء ودرجة الحرارة في إنبات بذور الفلفل Lepidium virginicum عرضت البذور للضوء الأحمر في منطقة 5800 - 700 A

درجة الحرارة °م اليومين الاولين	درجة الحرارة °م من اليوم الثالث إلى السادس	الانبات %	
		بذور معرضة	بذور غير معرضة
15	15	37	0
25	25	41	0
15	25	92	0
25	15	32	0

(After E.H. Toole et al. 1955. Plant Physiol. 30:15.)

بعض البذور كما فى poa pratensis تبادل درجة حرارة منخفضة ودرجة حرارة عالية لعدة مرات تعطى أحسن النتائج. لقد سبق وان ذكرنا كيف تبادل لمرة واحدة من 15 إلى 25°م مع تأثير الضوء على بذور الفلفل يمكن ان تعطى زيادة فى الانبات عالية (جدول 22-2).

كما فى بذور أخرى كثيرة درجات الحرارة المنخفضة تزيد انبات بذور السلاطة الحساسة للضوء grand rapids ودرجات الحرارة العالية تنقص منه. فى الوقت الحاضر معلوماتنا قليلة على مكانيكية زيادة الانبات بالمعاملة فى درجات حرارة منخفضة وبالعكس فى درجات الحرارة العالية. مع ذلك لقد لوحظ أن درجات الحرارة المنخفضة ممكن أن تحل محل الضوء الاحمر فى زيادة

جدول 22-4 : تأثير الضوء الفوق الأحمر على إنبات بذور السلاطة Grand Rapids المعاملة فى درجات منخفضة (2°م). التعريض لمدّة 5 دقائق للضوء الفوق الأحمر أعطيت فى 25°م بعد أو قبل المعاملة بالبرودة مباشرة. بذور المقارنة امتصت الماء وانبتت فى 25°م طول المدّة وعرضت للاضاءة الحمراء أو فوق الحمراء بعد 15 ساعة من بداية الامتصاص، نسبة تثبيط المعاملة بالضوء الفوق الأحمر حسبت على أساس المقارنة فى الظلام.

المعاملة قبل الانتقال إلى 25°م للانبات	تثبيط %	إنبات %
يوم واحد فى 2°م بعدها ضوء أحمر	6	80
مقارنة فى الظلام	30	—
1.5 ساعة فى 25°م بعدها ضوء فوق أحمر بعدها يوم في 2°م	14	73
مقارنة فى الظلام	51	—
3 أيام في 2°م بعدها ضوء فوق أحمر		
مقارنة فى الظلام	59	23
1.5 ساعة فى 25°م بعدها ضوء فوق أحمر بعدها فى 3 أيام فى	77	—
2°م	65	29
مقارنة فى الظلام	92	—
25°م و 5 دقائق ضوء أحمر	92	—
25°م و 5 دقائق ضوء فوق الأحمر	5	70
25°م مقارنة فى الظلام	17	—

(After H. Ikuma and K. V. Thimann. 1964. Plant Physiol. 39:756.)

الانبات فى بذور السلاطة الحساسة للضوء (27). اذا اخذنا الوقت فى الاعتبار فان التأثير المحفز لدرجات الحرارة المنخفضة أقل فعالية من الضوء الاحمر. (جدول 22-4). يمكن ملاحظة من جدول 22-4 أن الضوء الفوق الاحمر لا يمكن إلغاء تأثير زيادة درجات الحرارة المنخفضة، هذا يقترح أن زيادة درجات الحرارة المنخفضة للإنبات تؤثر فى نظام آخر غير الذى يتحكم فيه الفيتوكروم (3، 27).

وجود مثبطات الانبات Presence of germination inhibitors

مركبات كثيرة يمكن تسبب تثبيط الانبات. أى مركب سام لأى عملية حيوية عامة طبعاً يسبب تثبيطا للإنبات بل ويقتل البذور إن وجد بكميات كافية. نحن لا نهتم هنا بهذا الشكل من التثبيط بل بالمعوقات المنتجة طبيعيا فى البذور. هذه المركبات فى الغالب هى السبب فى السكون، ودائما تعمل بايقاف بعض العمليات الضرورية للإنبات. مثبطات الانبات الطبيعية مع ذلك لا تنقص من حيوية البذور أو تسبب نمواً غير عاديا فى البادرات بعد الانبات.

المثبطات الطبيعية ليس محصورة فى جزأ معين من البذرة ويمكن ان توجد حتى فى تركيبات غطاء البذرة (مثلا قنابات بذور الشوفان تحتوى على مثبط). مثبطات الإنبات موجودة فى لب الثمرة أو فى عصير الفواكه المحتوى على البذور، وقصرة البذرة، والإندوسبيرم والجنين.. الخ، هذه المثبطات راجعها إفنارى Evenari (16). بالاحرى وجود مثبطات الانبات كثير ومتوزع فى النبات. بعض مثبطات الانبات الطبيعية التى عرفت هى كومرين coumarin وحامض البارسوربيك parasorbic acid والأمونيا والافتاليدز phthalids وحامض الفيروليك ferulic acid وحامض الديهيدراستيك dehydracetic acid والابسزن abscisin II. التركيب الجزيئى لخمسة من هذه المثبطات موجودة فى شكل 22-7.

فى تركيزات منخفضة جداً مابين خمسة وعشرة جزأ فى المليون ابسزن II يوقف انبات بذور السلاطة من نوعى attraktion و hohlblättriger butter تماماً. سنكله وسنكله Sankhla and Sankhla (43) أوضحا أن تثبيط انبات بذور السلاطة بالابسزن II يمكن معاكسته بتركيزات من الكاينتين صغيرة كواحد فى المليون. من الملاحظ أن نفس البحث الجبرلين لا يمكن ان يعاكس الابسزن II. كل من الكاينتين والجبرلين معروفان تأثيرهما المحفز لإنبات بذور السلاطة.

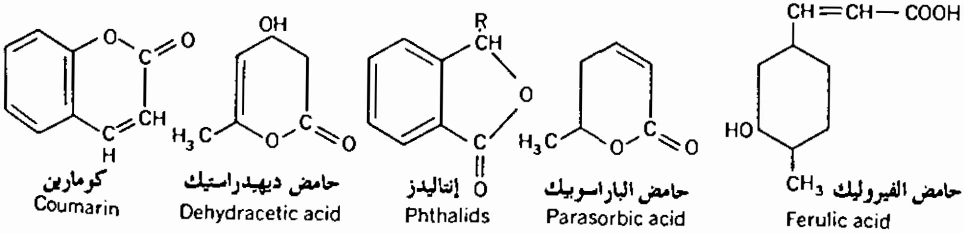
مركبات تحفز الإنبات Compounds stimulating germination

تحفيز الانبات باستعمال مركبات عديدة أوضح مرات عديدة على بذور مختلفة. من محفزات الانبات العديدة المعروفة، والاكثر شعبية والاستعمال هو بوتاسيوم نيتريت (KNO_3) والتايوريا ($NH_2-\overset{S}{\overset{\|}{C}}-NH_2$) والايثيلين ($C_2H_4$) والجبرلين والكاينتين. الثايوريا والجبرلين والكاينتين لهم خاصية في بعض الحالات تحل محل الاحتياج للضوء في البذور الحساسة للضوء. هل هذا احلال محل حقيقي من عدمه لازال مختلف عليه. مع ذلك هذه المركبات تحفز الانبات في الظلام (7، 33، 43).

إنه واضحاً من مناقشتنا للسبات وانبات البذور ان هناك عوامل كثيرة تتحكم فى ظهور الجنين من البذرة. المقاومة المكانيكية للقصرة ونفاذيتها يمكن ان تكون عوامل مهمة فى الانبات. الجنين يمكن ان يكون غير ناضج أو الحاجة لفترة مابعد النضوج دائما تساعدها درجات الحرارة المنخفضة وحالات الرطوبة قبل ان يحدث الانبات. بذور معينة لها احتياجات معينة من الاضاءة ودرجة الحرارة، وفى حالات كثيرة هذه العوامل تتداخل. اخيراً تثبيط تحفيز الانبات يمكن أن يتحكم فيه عدة مركبات طبيعية وصناعية.

السكون فى البراعم Bud dormancy

قبل النمو الخضرى أو الزهرى براعم كثيراً من انواع النبات تمر فى فترة



شكل 7-22 : التركيب الجزيئي لخمسة مثبطات إنبات. كومارين دايهدرا استيك أفتاليدز بارسوربك والفيروليك.

سكون، نمو الاشجار فى المناطق المعتدلة عامة ما تمر براعمها فى حالة سكون فى أواخر فصل الصيف، وخروجها من هذه الظاهرة فى الربيع التالى لتعطى الاوراق الجديدة والنمو الزهرى. هذا النوع من السكون فى البراعم عامة ماتكسره بالمعاملة فى درجات الحرارة المنخفضة، هذا مساوى لما ذكر فى البذور التى تحتاج للبرودة للإنبات. هذا أن كثير من انواع الشجر التى براعمها فى حالة سكون يمكن أن تبقى كذلك إلى الأبد لو وضعت فى درجات حرارة دافئة فى الصوب الزجاجية. مع ذلك لو عرضت لدرجات حرارة منخفضة (0-10°م) لمدة من الزمن ثم رجعت إلى مكان دافىء السكون ينتهى والنمو يبدأ.

التزامن الضوئى والسكون فى البراعم Photoperiodism and bud dormancy

يتهيأ لنا أن لدرجة الحرارة المنخفضة دور فى تكوين السكون كما هو فى إنهائه. مع ذلك بالنسبة لتكوين السكون، براعم اشجار الخشب تستجيب اكثر لطول اليوم من درجات الحرارة المنخفضة، انظر مراجعة ويرنج Wareing (60) فى الواقع تقصير طول اليوم مع دخول فصلى الخريف والشتاء عامل مهم لسكون البراعم فى الاشجار. ذلك ان ويرنج (58،59) اوضح أن السكون فى براعم الاشجار ظاهرة يسببها التزامن الضوئى حيث تتكون من اليوم القصير وتنتهى باليوم الطويل.

استقبال المحفز الضوئى Perception of light stimulus : فى مناقشة سابقة عرفنا أن مكان استقبال محفز التزامن الضوئى للتزهير فى الاوراق. مع ذلك فى حالات عديدة حالة السكون فى البراعم هى خاصية اشجار الخشب التى تفقد أوراقها قبل دخول فصل الشتاء. مشكلة علاقة التزامن الضوئى مع السكون فى البراعم فى غياب العضو الذى يستقبل المحفز وجد لها الحل ويرنج (58). وجد أن براعم بادرات الخوخ (fagus sylvatica) الذى لا تحتوى على اوراق تستطيع ان تستقبل التزامن الضوئى، ينتهى فيها السكون تحت نظام اليوم الطويل ويبقى فيها السكون تحت طول يوم 12 ساعة أو أقل (جدول 22-5). انهاء السكون فى

جدول 22-5 : تأثير أول الفترة الضوئية على إنهاء السكون فى براعم الخوخ.

فترة الاضاءة اليومية ساعة	مجموع عدد النباتات	عدد النباتات المنتهية فيها السكون بعد 46 يوم	الوقت إلى 50% من النبات تكسرت فيها السكون يومياً
12	11	0	—
16	12	5	48
20	11	9	14
24	11	11	14

(After P. F. Wareing. 1953. Physiol Plant. 6:692.)

براعم الخوخ يمكن ان يحدث بدون المعاملة فى درجات حرارة منخفضة.

ليس دائما فى السكون تكون البراعم هى التى تستقبل التزامن الضوئى. مثلا فى البادرات النامية للآسر acer pseudoplatanus والروبينيا robinia pseudacacia تستقبل التزامن الضوئى من خلال اوراقها الكاملة النمو (59).

كما هو فى محفز التزهير، استجابة البراعم للتزامن الضوئى تتحكم فيه طول فترة الظلام وليس طول النهار. لذلك ويرنج (58) أوضح مع أن براعم الخوخ تبقى فى سكون تحت فترة ضوئية قصيرة، تبادل فترات ضوئية قصيرة بفترات ظلام قصيرة تنهى السكون. كذلك أوضح كيف تكسير فترة ظلام طويلة، التى فى العادة تحافظ على السكون فى البراعم، باضاءة لمدة ساعة واحدة كافى لإنهاء السكون.

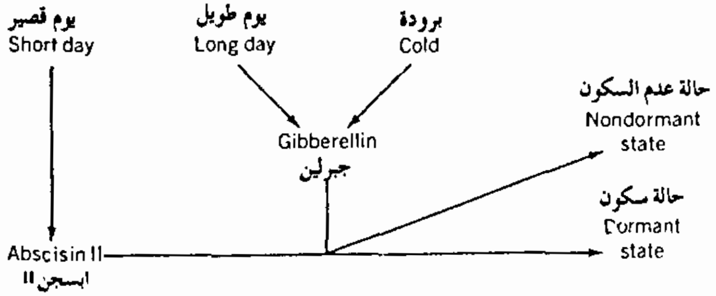
الهرمون المسبب للسكون Dormancy- inducing hormone

الدلائل قوية أن مستقبل التزامن الضوئى فى السكون فى البراعم هى الاوراق والبراعم. حيث أن السكون يبدأ بعد استقبال محفز التزامن الضوئى. افتراض مقبول هو أن استقبال المحفز يسبب بعض التغيرات تقود إلى إنتاج الهرمون المسبب للسكون. أول من اقترح أن السكون فى براعم الاشجار تتحكم فيه مادة مثبطة للنمو تنتج فى البراعم كان همبرج Hemberg (21)، همبرج وضع إفتراضه على الحقيقة أن مستوى مثبطات النمو فى البراعم يزيد مع السكون وينقص عندما

ينتهي السكون. منذ بحوث همبرج عدد من البحوث عملت على مختلف انواع الأشجار لعلاقة مستوى مثبطات النمو مع تكوين وانهاء السكون (2،24،38). ومما يتفق مع مناقشتنا السابقة على دور التزامن الضوئى فى السكون فى البراعم أن تسبب السكون تحت نظام اليوم القصير فى بعض انواع النبات موازيا مع زيادة مثبطات النمو فى البراعم والاوراق (35،38،42).

فى كل البحوث السابقة، يمكن الحصول على السكون بمعاملة بادرات نامية بمستخلص أوراق نفس نوع النبات. الخطوة الثانية هذه مع ذلك أوضحها إيجلس وويرنج Eagles and Wareing (15) حيث وجدا أن عندما يعطى مستخلص الميثانول المنقى جزئيا من اوراق شجر البتولا brich إلى أوراق شتلات البتولا تحت نظام ضوئى يستعمل عادة للنمو الربيعى، يقف النمو ويتكون السكون فى البراعم. كذلك وجدا ان تأثير المثبط المستخلص يمكن أن يتغلب عليه حامض الجبرليك. هذا الاكتشاف الأخير لم يكن مفاجىء حيث ان الجبرلين معروف فى انهاء السكون فى انواع كثيرة من الاشجار. مع ذلك، هذه الحقيقة موافقة مع أن المحتوى الجبرلينى يمكن ان يكون له دوراً فى التحكم فى سكون البراعم. احتياج كثير من البراعم للمعاملة بالبرودة لتكسير السكون ممكن يعنى زيادة المحتوى الجبرلينى إلى المستوى الذى هو يكسر السكون. الحقيقة أن التركيزات العالية من المواد المشابهة للجبرلين التى وجدت فى النباتات طويلة الساق التى تحتاج للبرودة بالمقارنة مع نفس النوع قصير الساق (17،36)، هذا مع الاقتراح السابق أن مستوى المحتوى الجبرلينى يزيد بالمعاملة بدرجة الحرارة المنخفضة. لذلك السكون فى براعم اشجار الخشب يمكن التحكم فيه بمعادلة أو نسبة بين الهرمون المسبب للسكون والجبرلين. العلاقة سالفة الذكر موضحة فى شكل 22-8.

الهرمون المسبب للسكون المصفى جزئيا المستخلص من أوراق شجر البتولا إيجلس وويرنج (15) اعطى إسم درمين dormin. فى بحث آخر كورنفورت ومن معه Cornforth et-al (9) استخلص بلورات نقية من قليل من الدورمين من أوراق اشجار البتولا. الخواص الطبيعية والكيميائية للدورمين



شكل 8-22 : رسم تخطيطى لتلك العوامل التى تقود إلى تكوّن وإنهاء السبات فى براعم الأشجار.

وجدت مطابقة للابسجن abscisic II. الآن أصبح معروفا بوجه عام أن الابسجن II والدورمين هما مصطلحان لوصف نفس المركب.

السكون فى درنات البطاطس Dormancy of the potato tuber

السكون فى براعم البطاطس مثل جيد للسكون فى البراعم لنباتات غير خشبية وغير عشبية. درنات البطاطس ساق متحورة أرضية مختزنة، تحتوى على عدة براعم فى اماكن يشار اليها عامة بالعيون ''eyes'' لو وضعت درنات البطاطس المتكونة حديثا تحت ظروف ملائمة للنمو، فان البراعم لا تنمو. هذا ليس سببه السيادة الطرفية التى هى متفشيه فى البطاطس، أوضح هذا وجود حالة السكون فى البراعم المنفصلة من الدرنات. التخزين الجاف فى 35°م أو التخزين الرطب فى 20°م وجدت إنهما تنهيا السكون فى براعم البطاطس، فى الواقع درجات الحرارة المنخفضة ليس لها تأثير (50).

مواد مثبطة للنمو Growth - inhibiting substances

فى سلسلة من بحوث على السكون فى براعم البطاطس، همبرج Hemberg (19، 20، 21، 22) أوضح أن مادة مستخلصة من قشرة درنات البطاطس الساكنة تستطيع أن تعاكس تأثير الأكسين (IAA) فى كشف انحناء بادرة الشوفان. مجموعة المثبطات التى استخلصها همبرج تتكون من مواد حامضية ومواد متعادلة. المثبطات الحامضية ليس لها وجود عند انهاء السكون (23). تحليل

وفصل المواد بالورق اوضح ان المثبط الحامضى الموجود فى قشور درنات البطاطس الساكنة هو مثبط β (57،3) β inhibitor–مختلط من مواد عضوية عرفها أولاً بنت كلارك وكفورد Bennet Clarck and Kefford (1) من ورق فصل المواد لمستخلص نبات. من الملاحظ أن المثبط β أخيراً استخلص من البراعم الساكنة لنبات القبقب silver maple (28).

هناك علاقة بين زيادة ونقص مثبط β مع بداية ونهاية السكون فى براعم البطاطس. مثبط β استخلص من البراعم الساكنة من على الاقل نوع واحد من شجر الخشب. فى على الاقل بحث واحد (5) وضح ان أبسجن II (أو درمين) فى كميات قليلة جداً تستطيع تثبيط نمو براعم البطاطس تماماً، يمكن أن يكون محتوى مثبط همبرج مثبط β هو الابسجن II.

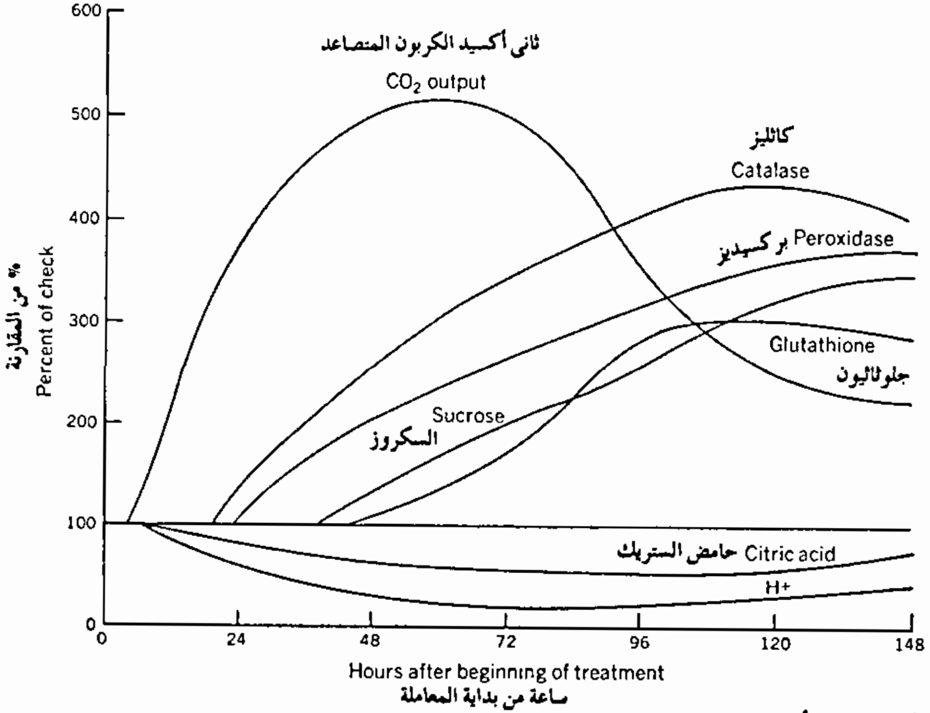
مركبات تنهى السكون فى البراعم Compounds breaking bud dormancy

التحكم فى إنهاء السكون له أهمية علمية وعملية. التحكم فى وقت إنهاء السكون ببعض التغيرات البيئية معمليا، أو استعمال مركبات نشطة لعدة مرات سأيوضح لنا بعض المكانيكية الداخلة فى السكون، وبهذا يمكن ان نزيد معلوماتنا على العملية بوجه عام. إنهاء السكون بطرق صناعية غالبا ما تساعد الفلاح بطريقة اقتصادية. مثلا إنهاء السكون فى براعم درنات البطاطس المحصودة حديثا يسمح للزارعين بانتاج محصول ثاني. هذا طبعاً يعتمد على طول فترة النمو. بعض المواد الكيميائية التى يمكن أن تساعد على إنهاء السكون هى الإيثيلين كلورهيدرين Ethylenechlorohydrin والثايوريا والجبرلين.

الإيثيلين كلورهيدرين Ethylenechlorohydrin ($ClCH_2CH_2OH$) : بحوث مفصلة على قدرة مركبات مختلفة كثيرة على إنهاء السكون قام بها دينى Denny (13،12) الذى أخرج إلى السطح مركب نشط خاص هو الإيثيلين كلورهيدرين. لقد أثبت هذا المركب قدرة كبيرة فى تسبيب نمو درنات البطاطس الساكنة، مما زاد جاذبية هذا المركب أن له مدى متسع مضمون مابين تركيزاته النشطه والسامة. زد على ذلك لقد أثبت الإيثيلين كلورهيدرين نجاحاً كبيراً فى إنهاء السكون فى شجر الفاكهة عندما يعطى على شكل بخار.

تغيرات غذائية عديدة يمكن ان تحدث كنتيجة للمعاملة بالايثيلين كلورهيدرين دراسة تأثيره على السكون فى براعم درنات البطاطس اوضحت ان هناك زيادة فى التنفس ونشاط انزيمى الكتليز والبركسديز كذلك زيادة السكروز والجلوتاثيون glutathione. هناك انخفاض فى الايون الايدروجينى H^+ وتركيز حامض الستريك. تقريبا حامض الستريك يستهلك كمادة للتنفس وعندما ينقص هذا الحامض ينقص تركيز الايون الايدروجينى (11) هذه العلاقة يمكن ملاحظتها فى شكل (9-22).

الثايوريا Thiourea (NH_2CSNH_2) : مع أنها ليست مؤثرة كما فى الإيثيلين كلورهيدرين، أثبتت الثايوريا انها مؤثرة فى تسبب نمو درنات البطاطس الساكنة. ثايوريا لها تأثير غير عادى بانها يمكن أن تسبب نمو عدة مكونات البراعم فى عين واحدة (11). بالعكس الإيثيلين كلورهيدرين يسبب نمو برعم



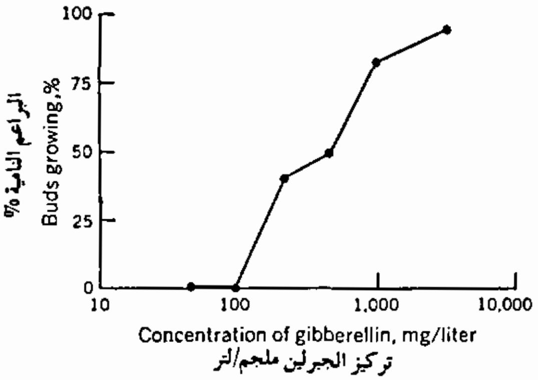
شكل 9-22 : تأثير الايثيلين كلورهيدرين على التحول الغذائى فى درنات البطاطس.

(Data of L.P. Miller et al. 1936. Contri. Boyce Thompson Inst. 8.41 Redrawn from W. Crocker. 1948. Growth of plants. New York. Reinhold.)

واحد من كل عين. من الملاحظ ان انخفاض الاكسجين له تأثير تقريبا مساوى للثايوريا وهو تسبب نمو عدة براعم فى العين (49).

الجبرلين Gibberellin : حالة خاصة يمكن ان تعمل للجبرلين كمنهى للسكون فى البراعم. بعكس الايثيلين كلورهيدرين والثايوريا فهو مركب طبيعى ويمكن أن يتداخل فى التحكم فى العوامل العامة للسكون فى البراعم (انظر شكل 22-8). فى مناقشة سابقة عرفنا أن الجبرلين له تأثير كبير على السكون فى السيقان والبذور. يزيد من نموها عند اعطاءه. يمكن أن نعمل افتراضا معقولا وهو أن الجبرلين يستطيع انهاء السكون فى البراعم. لقد تم هذ بنجاح على درنات البطاطس الساكنة (40، 41) وعلى براعم الخوخ الساكنة (14). عامة فى تلك النباتات التى تحتاج لفترة من الزمن فى درجة حرارة منخفضة لانهاء السكون جبرلين يمكن أن يحل محل المعاملة بالبرودة ويسبب إنهاء السكون. شكل (10-22)

بحوث كثيرة عملت على تأثير الجبرلين على السكون فى براعم البطاطس، الجبرلين يستطيع ان ينمى درنات البطاطس وهى لازالت على النبات (29) والدرنات المحصودة فى أى وقت من فترة السكون. لذلك الجبرلين يسبب النمو فى أى وقت من بداية تكوين الدرنات إلى نهاية فترة السكون (47). قدرة الجبرلين الفائقة فى تسبيب النمو عندما يعطى بالرش لنباتات البطاطس 4، 2، 1 أسبوعاً قبل الحصاد يمكن ملاحظته فى جدول 22-6.



شكل 22-10 : تأثير المعاملة بالجبرلين على إنهاء السكون فى براعم خوخ الالبرتا Elberta peach عوملت البراعم فى شهر مارس بعد 164 ساعة تحت 8°م.

(Data of C.W. Donaho and D.R. Walker. 1957. Science 126:1178. Redrawn from A.C. Leopold. 1964. Plant growth and development. New York: McGraw-Hill.)

جدول 22-6 : نسبة الدرنات النامية عند الحصاد من نباتات رشت أوراقها بالجبرلين 4، 2، 1 أسبوع قبل الحصاد.

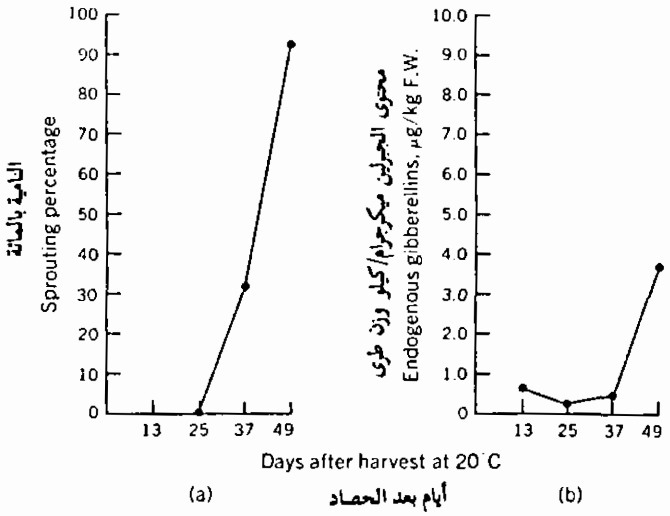
جبرلين ملج/لتر	درنات نمت عند الحصاد %		
	4 أسابيع	2 أسابيع	1 أسبوع
0	0.0	1.4	0.2
10	3.0	1.5	1.5
50	58.3	18.0	0.4
100	75.6	34.3	2.1
500	83.6	50.0	5.8

(After L. F. Lippert et-al. 1958. Plant Physiol. 33:132.)

كما ذكر سابقاً الجبرلين الداخلى فى النبات يمكن أن يلعب دوراً فى التحكم فى السكون هذا الافتراض له الكثير من المناصرين فى بحوث عديدة. مثلا فى سنة 1959 نشر أن مواد مشابهه للجبرلين موجودة فى درنات البطاطس وأن تركيزات أعلى يمكن ملاحظتها فى الدرنات النامية من الدرنات الجديدة (46). لهذا إسميث ورابابورت Smith and Rappaport (47) وجدا أن تركيزات الجبرلين الداخلية تبقى منخفضة خلال فترة السكون، ولكنها تزيد ثلاثة امثالها بعد بداية النمو (شكل 22-11).

اطلاق المورثات Gene derepresion

هناك دلائل على أن الخطوة الأولى فى إنهاء السكون فى براعم البطاطس يمكن يتعلق باطلاق المورثات (انظر فصل 17، 19). المورثات فى براعم البطاطس الساكنة موقوفة تماماً، هذا يعنى أن براعم البطاطس الساكنة ليس لها القدرة على تخليق الحامض النووى RNA فى الداخل والكروماتين chromatin المفصول منه لا يستطيع مساندة تخليق DNA المعتمد على RNA حتى ولو وضع فى محلول يحتوى على كل المكونات اللازمة (56). ومن جهة أخرى براعم البطاطس الغير ساكنة تساند تخليق DNA المعتمد على RNA النشط.



شكل 11-22 : نسبة درنات البطاطس النامية Red Pontiac ، (أ) ومستوى المحتوى من الجبرلين فى قشور البطاطس وبراعمها خلال وبعد السكون، (ب). (After O.E. Smith and L. Rappaport. 1961. In R.F. Gould, ed., Gibberellins. Am. Chem. 28:42.)

ثوان وبونر Tuan and Bonner (56) وجدا أن معاملة براعم البطاطس الساكنة بالايثيلين كلورهيدرين يسبب تخليق سريع RNA فى البراعم (جدول 22-7). لقد اقترحا أن مكانيكية تأثير الإيثيلين كلورهيدرين فى إنهاء السكون فى البراعم يمكن باطلاق المورثات المربوطة. الحامض النووى RNA الجديد وتخليق البروتين الناتج من هذا بعد ذلك تسبب نمو البراعم (انهاء السكون).

فى الفصل 19 عرفنا ان زيادة الجبرلين GA إلى أنسجة بعض النباتات الساكنة تزيد من تخليق RNA الجديد وكذلك تخليق البروتين. لهذا الجبرلين يمكن ان يكون له القدرة فى إطلاق المورثات المربوطة. حيث الإيثيلين كلورهيدرين يشابه تأثير الجبرلين على براعم البطاطس الساكنة. إنه ممكنا جداً أن الجبرلين مثل الايثيلين كلورهيدرين ينهى السكون فى هذه البراعم باطلاق المورثات المربوطه.

جدول 7-22 : تأثير الايثيلين كلورهيدرين على النمو وتخليق RNA فى براعم البطاطس الساكنة.

القيـــاس	الأيام بعد معاملة الأيثيلين كلورهيدرين 0	2	6	10
الوزن الطازج للبراعم ملجم	0.40	0.48	12.0	65.6
محتوى RNA µ جم/للبراعم	4.0	5.6	15.2	64.2
سرعة تخليق RNA مµ جم/2.5 ساعة/للبرعم	0.03	0.08	0.86	2.5
سرعة تخليق RNA للبرعم DNA (مµجم RNA تكون/µجم 2.5/DNA ساعة)	0.020	0.048	0.37	0.23

(Data of D. Tuan and J. Bonner. 1964. Plant Physiol. 39:768. Taken from J. Bonner, 1956. Plant Biochemistry, p. 859, Academic Press, New York.

مـــلـــخـــص Summary

السكون فى البراعم ظاهرة منتشرة فى انواع كثيرة من النباتات، وهى ضرورة لحماية النبات سامحة للأنسجة المرستيمية الناعمة لتعيش خلال فصل الشتاء البارد بدون ضرر.

منذ التعرف على السكون كعملية فى النبات تقدم العلم سريعاً لمعرفة هذه الظاهرة. تعلمنا كيف نتحكم فيها باستعمال مواد كيميائية أو بتغيير البيئة الخاصة صناعياً حتى نتوقع وقوع أو انتهاء السكون. الخطوات المؤدية إلى السكون أصبحت معروفة بوجه عام وهناك أمل كبير فى تحليلها بالكامل فى المستقبل. كما هو فى عمليات النبات الاخرى يظهر أن عملية السكون تتحكم فيها منظمات النمو الطبيعية ومنها الجبرلين والسيتوكينين وحامض الابسيزيك ABA والاكسين IAA كلها لها علاقة بالعملية.

REFERENCES

1. Bennet-Clark, T. A., and N. P. Kefford. 1953. Chromatography of the growth substances in plant extracts. *Nature* 171:645.
2. Berrie, A. M. M. 1966. The effect of temperature and light on the germination of lettuce seeds. *Physiol. Plant.* 19:429.
3. Blommaert, K. L. J. 1954. Growth and inhibiting substances in relation to the rest-period of the potato tuber. *Nature* 174:970.
4. Blommaert, K. L. J. 1955. The significance of auxins and growth inhibiting substances in relation to winter dormancy of the peach. *Dept. Agr. South Africa Sci. Bull.* 368:1.
5. Blumenthal-Goldschmidt, S., and L. Rappaport. 1965. Regulation of bud rest in tubers of potato *Solanum tuberosum* L. II. Inhibition of sprouting by inhibitor complex and reversal by gibberellin A_3. *Plant and Cell Physiol.* 6:601.
6. Borthwick, H. A., S. B. Hendricks, M. W. Parker, E. H. Toole, and V. K. Toole. 1952. A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 38:662.
7. Borthwick, H. A., S. B. Hendricks, E. H. Toole, and V. K. Toole. 1954. Action of light on lettuce-seed germination. *Botan. Gaz.* 115:205.
8. Bradbeer, J. W., and N. J. Pinfield. 1967. Studies in seed dormancy. III. The effects of gibberellin on dormant seeds of *Corylus avellana* L. *New Phytologist* 66:515.
9. Cornforth, J. W., B. V. Milborrow, G. Ryback, and P. F. Wareing. 1965. Identity of sycamore "dormin" with abscisin II. *Nature* 205:1269.
10. Crocker, W. 1906. Role of seed coats in delayed germination. *Botan. Gaz.* 42:265.
11. Crocker, W. 1948. *Growth of plants.* New York: Reinhold.
12. Denny, F. E. 1926. Hastening the sprouting of dormant potato tubers. *Am. J. Botan.* 13:118.
13. Denny, F. E. 1926. Effect of thiourea upon bud inhibition and apical dominance of potato. *Botan. Gaz.* 81:297.
14. Donaho, C. W., and D. R. Walker. 1957. Effect of gibberellic acid on breaking of the rest period in Elberta peach. *Science.* 126:1178.
15. Eagles, C. F., and P. F. Wareing. 1963. Dormancy regulators in woody plants. Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens. Nature.* 199:874.
16. Evenari, M. 1949. Germination inhibitors. *Botan. Rev.* 15:153.
17. Harada, H., and J. P. Nitsch. 1959. Changes in endogenous growth substances during flower development. *Plant Physiol.* 34:409.
18. Harrington, G. T. 1916. Agricultural value of impermeable seeds. *J. Agr. Res.* 6:761.
19. Hemberg, T. 1947. Studies of auxins and growth-inhibiting substances in the potato tuber and their significance with regard to its rest period. *Acta Hort. Berg.* 14:133.
20. Hemberg, T. 1949. The significance of growth-inhibiting substances and auxins for the rest period of the potato tuber. *Physiol. Plant.* 2:24.
21. Hemberg, T. 1949. Growth-inhibiting substances in terminal buds of *Fraxinus. Physiol. Plant.* 2:37.
22. Hemberg, T. 1950. The effect of glutathione on the growth-inhibiting substances in resting potato tubers. *Physiol. Plant.* 3:17.
23. Hemberg, T. 1952. The significance of the acid growth-inhibiting substances for the rest period of the potato tuber. *Physiol. Plant.* 5:115.

24. Hendershott, C. H., and L. F. Bailey. 1955. Growth inhibiting substances in dormant flower buds of peach. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 65:85.
25. Hyde, E. O. 1954. The function of the hilum in some Papilionaceae in relation to the ripening of the seed and permeability of the testa. *Ann. Botan.* 18:241.
26. Ikuma, H., and K. V. Thimann. 1960. Action of gibberellic acid on lettuce seed germination. *Plant Physiol.* 35:557.
27. Ikuma, H., and K. V. Thimann. 1964. Analysis of germination processes of lettuce seed by means of temperature and anaerobiosis. *Plant Physiol.* 39:756.
28. Lane, F. E., and L. F. Bailey. 1964. Isolation and characterization studies on the β-inhibitor in dormant buds of the silver maple, *Acer saccharinum* L. *Physiol. Plant.* 17:91.
29. Lippert, L. F., L. Rappaport, and H. Timm. 1958. Systematic induction of sprouting in white potatoes by foliar applications of gibberellin. *Plant Physiol.* 33:132.
30. Mancinelli, A. L., and A. Tolkowsky. 1968. Phytochrome and seed germination. V. Changes of phytochrome content during germination of cucumber seeds. *Plant Physiol.* 43:489.
31. Mayer, A. M., and A. Poljakoff-Mayber. 1963. *The germination of seeds.* New York: Macmillan.
32. Meyer, B. S., and D. B. Anderson. 1952. *Plant physiology.* Princeton, N.J.: D. Van Nostrand Co.
33. Miller, L. P., J. D. Guthrie, and F. E. Denny. 1936. Induced changes in respiration rates and time relations in the changes in internal factors. *Contri. Boyce Thompson Inst.* 8:41.
34. Negbi, M., M. Black, and J. D. Bewley. Far-red sensitive dark processes essential for light- and gibberellin-induced germination of lettuce seed. *Plant. Physiol.* 43:35.
35. Nitsch, J. P. 1957. Growth responses of woody plants to photoperiodic stimuli. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 70:512.
36. Nitsch, J. P. 1959. Changes in endogenous growth regulating substances during flower initiation. *Fourth Intern. Congr. Biochem.* 6:141. London: Pergamon Press.
37. Olney, H. O., and B. M. Pollock. 1960. Studies of rest period. II. Nitrogen and phosphorus changes in embryonic organs of after-ripening cherry seed. *Plant. Physiol.* 35:970.
38. Phillips, I. D. J., and P. F. Wareing. 1958. Effect of photoperiodic conditions on the level of growth inhibitors in *Acer pseudoplatanus. Naturwiss.* 13:317.
39. Pollock, B. M., and H. O. Olney. 1959. Studies of the rest period. I. Growth translocation, and respiratory changes in the embryonic organs of the after-ripening cherry seed. *Plant Physiol.* 34:131.
40. Rappaport, L., L. F. Lippert, and H. Timm. 1957. Sprouting, plant growth, and tuber formation as affected by chemical treatment of white potato seed pieces. I. Breaking dormancy with gibberellic acid. *Am. Potato J.* 34:254.
41. Rappaport, L., H. Timm, and L. Lippert. 1958. Gibberellin on white potatoes. *Calif. Agr.* 12:4, 14.
42. Robinson, P. M., P. F. Wareing, and T. H. Thomas. 1963. Dormancy regulators in woody plants. Isolation of the inhibitor varying with photoperiod in *Acer pseudoplatanus. Nature* 199:875.
43. Sankhla, S., and D. Sankhla. 1968. Reversal of ($\pm$)-abscisin II induced inhibition of lettuce seed germination and seedling growth by kinetin. *Physiol. Plant.* 21:190.

44. Shull, C. A. 1911. The oxygen minimum and the germination of *Xanthium* seeds. *Botan. Gaz.* 52:453.
45. Shull, C. A. 1914. The role of oxygen in germination. *Botan. Gaz.* 57:64.
46. Smith, O. E., and L. Rappaport. 1959. Abstracts, Meeting Am. Soc. Plant Physiol., AAAS Meeting, San Diego, Calif.
47. Smith, O. E., and L. Rappaport. 1961. Endogenous gibberellins in resting and sprouting potato tubers. In R. F. Gould, ed., *Gibberellins*. Am. Chem. Soc. 28:42.
48. Thornton, N. C. 1935. Factors influencing germination and development of dormancy in cocklebur seeds. *Contri. Boyce Thompson Inst.* 7:477.
49. Thornton, N. C. 1939. Carbon dioxide storage. XIII. Relationship of oxygen to carbon dioxide in breaking dormancy of potato tubers. *Contri. Boyce Thompson Inst.* 10:201.
50. Thornton, N. C. 1953. Dormancy. In W. E. Loomis, ed., *Growth and differentiation in plants*. Ames, Iowa: Iowa State University Press.
51. Toole, E. H. 1959. Effect of light on the germination of seeds. In R. B. Withrow, ed., *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals*. Washington: Am. Assoc. Advan. Sci.
52. Toole, E. H., H. A. Borthwick, S. B. Hendricks, and V. K. Toole. 1953. Physiological studies of the effects of light and temperature on seed germination. *Proc. Intern. Seed Testing Assoc.* 18(2):267.
53. Toole, E. H., S. B. Hendricks, H. A. Borthwick, and V. K. Toole. 1956. Physiology of seed germination. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:299.
54. Toole, E. H., and V. K. Toole. 1939. *Proc. Intern. Seed Testing Assoc.* 11:51.
55. Toole, E. H., V. K. Toole, H. A. Borthwick, and S. B. Hendricks. 1955. Photocontrol of *Lepidium* seed germination. *Plant Physiol.* 30:15.
56. Tuan, D. Y. H., and J. Bonner. 1964. Dormancy associated with repression of genetic activity. *Plant Physiol.* 39:768.
57. Varga, M., and L. Ferenczy. 1956. Effect of "rindite" on the development of the growth substances in potato tubers. *Nature* 178:1075.
58. Wareing, P. F. 1953. Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of *Fagus sylvatica*. *Physiol. Plant.* 6:692.
59. Wareing, P. F. 1954. Growth studies in woody species. VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. *Physiol. Plant.* 7:261.
60. Wareing, P. F. 1956. Photoperiodism in woody plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:191.
61. Wareing, P. F., and H. A. Foda. 1957. Growth inhibitors and dormancy in *Xanthium* seed. *Physiol. Plant.* 10:266.
62. Yaniv, Z., and A. L. Mancinelli. 1968. Phytochrome and seed germination. IV. Action of light sources with different spectral energy distribution on the germination of tomato seeds. *Plant Physiol.* 43:117.
63. Yaniv, Z., A. L. Mancinelli, and P. Smith. 1967. Phytochrome and seed germination. III. Action of prolonged far-red irradiation on the germination of tomato and cucumber seeds. *Plant Physiol.* 42:1479.